

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapal

Stazione zoologica di Napoli



MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

18. BAND.

MIT 26 TAFELN UND 27 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1906—1908.

Inhalt des achtzehnten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 29. Dezember 1906.

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben den 5. Juni 1907.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 8. Januar 1908.





MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

18. BAND.

1. HEFT.

MIT 7 TAFELN.

BERLIN.
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1906.





Ausgegeben den 29. Dezember 1906.

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

Beiträge zur Kenntnis der Peridineen.

Von

V. Dogiel in St. Petersburg.

Mit Tafel 1 und 2.

Den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bilden einige bisher noch nicht erforschte Erscheinungen bei der Vermehrung der Peridineen; hieran schließen sich kurze Bemerkungen über die Ernährung und Excretion dieser Organismen so wie die Beschreibung einiger neuer Arten, deren feinerer Bau von Interesse ist. Die hier mitgetheilten Untersuchungen wurden auf der Zoologischen Station in Neapel von Anfang Mai bis Mitte Juli 1905 ausgeführt.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle dem Director der Neapler Station, Herrn Prof. A. DOHRN, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes so wie Herrn Dr. S. LO BIANCO für seine beständige Sorge um frisches Material, welches bei dem Studium der Protozoen so unumgänglich nothwendig ist, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Meinem Kollegen Herrn S. SUSLOFF bin ich sehr verpflichtet für die Liebenswürdigkeit, mit welcher er während meiner Abwesenheit einige Entwicklungsstadien von *Gymnodinium lunula* verfolgte und für mich das Material fixirte. Meinem Lehrer Herrn Professor SCHEWIAKOFF an der Petersburger Universität, welcher mich mehrfach mit seinem Rathe unterstützte, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Untersuchungsmethoden. Die Untersuchung erfolgte hauptsächlich, ja fast ausschließlich an lebendem Material. Zu diesem Zweck wurden die Thiere unter ein Deckgläschen mit Wachsfüßchen gebracht; die Dimensionen der Peridineencysten waren so gering, dass diese mit Hilfe von REICHERTS homogener Ölimmersion $^1/_{12}$" untersucht werden konnten. Von Zeit zu Zeit wurde ein Tropfen Meerwasser unter das Deckglas hinzugefügt, um eine stärkere Concentration des Wassers infolge Verdampfens zu verhindern. Die zu

den viele Tage dauernden Beobachtungen bestimmten Cysten wurden in kleinen Aquarien untergebracht und diese in ein flaches Gefäß mit fließendem Wasser gestellt; von oben wurden die kleinen Aquarien mit einem Glasdeckel bedeckt, dessen Ränder in das Wasser des Gefäßes hineinragten. Unter solchen Bedingungen blieben die Peridineen sehr lange am Leben.

Als viel schwieriger und fast unmöglich erwies sich das Fixiren der Peridineencysten; ihre dicke Hülle lässt die fixirende Flüssigkeit so langsam und allmählich durchdringen, dass die Thiere unterdessen absterben und zerfallen, indem sie ihre ursprüngliche Gestalt vollständig verlieren. Am meisten Schwierigkeiten bereitete das Fixiren von *Gymnodinium lunula*; bei den übrigen Species gelang es häufiger. Die wenigen Dauerpräparate, welche ich anfertigen konnte, wurden mit Flemmings Gemisch oder mit Sublimat fixirt und dementsprechend mit Safranin oder Mayers Hämacalcium gefärbt.

Literatur.

1. **Bergh, R.,** Der Organismus der Cilioflagellaten. in: Morph. Jahrb. 7. Bd. 1882 pag. 178—288 Taf. 12—16.
2. ——, Über den Theilungsvorgang bei den Dinoflagellaten. in: Z. Jahrb. 2. Bd. 1886 pag. 73—86 Taf. 5.
3. **Blanc, H.,** Note sur le *Ceratium hirundinella*. in: Bull. Soc. Vaud. Sc. N. Lausanne (3) Vol. 29 1893 pag. XXV.
4. **Bovier-Lapierre, E.,** Notes sur les chaînes des Péridiniens appartenant au genre *Polykrikos*. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 8 1886 pag. 535—536.
5. **Bütschli, O.,** Einiges über Infusorien. in: Arch. Mikr. Anat. 9. Bd. 1873 pag. 657—678 T. 25, 26.
6. ——, Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1. Bd. Protozoa. 1885 2. Abth. pag. 906—1029 Taf. 51—55.
7. ——, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. in: Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885 pag. 529—577 Taf. 26—28.
8. **Claparède, E., & J. Lachmann,** Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève 1858.
9. **Dangeard, M.,** La nutrition animale des Péridiniens. in: Le Botaniste (3) 1892 pag. 6—27 Taf. 1.
10. **Gourret, P.,** Sur les Péridiniens du Golfe de Marseille. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Zoologie Tome 1 1883.
11. **Klebs, G.,** Über die Organisation der Flagellatengruppen. in: Unters. Bot. Inst. Tübingen 1. Bd. 1883 pag. 233—362 Taf. 2, 3.

12. **Klebs, G.,** Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. in: Bot. Zeit. 42. Jahrg. 1884 pag. 721—733, 737—745.
13. **Lankester, E. R.,** On green Oysters. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 1886 pag. 71—94.
14. **Lauterborn, R.,** Protozoenstudien. 1. Kern- und Zellentheilung von *Ceratium hirundinella*. in: Zeit. Wiss. Z. 59. Bd. 1895 pag. 167—191 Taf. 12—14.
15. **Molisch, H.,** Notiz über eine blaue Diatomee. in: Ber. D. Bot. Ges. 21. Bd. 1903 pag. 23—26 Taf. 3 Fig. 5.
16. **Nemiloff, A.,** Zur Frage der amitotischen Kerntheilung bei Wirbelthieren. in: Anat. Anz. 23. Bd. 1903 pag. 353—368.
17. **Penard, E.,** Les Péridiniacées du Leman. in: Bull. Soc. Bot. Genève N. 6 1891 63 pag. 5 Taf.
18. ——, Recherches sur le *Ceratium macroceros*. Thèse Genève 1888 45 pag.
19. **Pouchet, G.,** Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités qui les rapprochent des Noctiluques. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 95 1882 pag. 794—796.
20. ——, Contribution à l'histoire des Cilioflagellés. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 19 1883 pag. 399—455 Taf. 19—22.
21. ——, Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. ibid. Tome 21 1885 pag. 28—88 Taf. 2—4.
22. ——, Sur l'oeil des Péridiniens. in: C. R. Soc. Biol. Paris (7) Tome 3 1886 pag. 223—224.
23. ——, Quatrième contribution à l'histoire des Péridiniens. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 23 1887 pag. 87—112 Taf. 9, 10.
24. ——, Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. ibid. Tome 28 1892 pag. 143—150.
25. ——, Sur *Pyrophacus horologium*. ibid. Tome 31 1895 pag. 505—510 Taf. 13.
26. **Schilling, A.,** Untersuchungen über die thierische Lebensweise einiger Peridineen. in: Ber. Bot. Ges. 9. Bd. 1891 p. 199—208 Taf. 10.
27. ——, Die Süßwasserperidineen. in: Flora Marburg 1891 pag. 220—300 Taf. 8—10.
28. **Schütt, F.,** Über die Sporenbildung mariner Peridineen. in: Ber. D. Bot. Ges. 5. Bd. 1887 pag. 364—374 Taf. 18.
29. ——, Über Peridineenfarbstoffe. ibid. 8. Bd. 1890 pag. 9—32 Taf. 1, 2.
30. ——, Über Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridineen. in: Sitzungsber. Akad. Berlin 1892 pag. 377—384 Taf. 2.
31. ——, Die Peridineen der Plankton-Expedition. 1. Theil 1895.
32. ——, Peridiniales. in: Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.... 30 pag.
33. ——, Centrifugales Wachsthum der Membran und extramembranöses Plasma. in: Jahrb. Wiss. Bot. 33. Bd. 1899 pag. 594—690.
34. **Stein, F.,** Der Organismus der Infusionsthiere. 3. Abth. 2. Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten: Einleitung und Erklärung der Abbildungen. Leipzig 1883.
35. **Zacharias, O.,** Über Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten. in: Biol. Centralbl. 19. Bd. 1899 pag. 141—144 9 Figg.
36. **Zederbauer, E.,** Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. in: Ber. D. Bot. Ges. 22. Bd. 1904 pag. 1—9 Taf. 1.

Gymnodinium lunula Schütt.

Diese Peridinee war bis jetzt nur in einem Stadium ihrer Entwicklung beschrieben worden, und zwar in Gestalt der sogenannten gehörnten Cysten oder Kystes à croissant verschiedener Autoren; Entstehung und Ursprung der Cysten waren jedoch ein Räthsel geblieben.

Die gehörnten Cysten wurden zuerst von CLAPARÈDE & LACHMANN beobachtet, welche sie mit den beweglichen Formen der Peridineen in Verbindung brachten (8, pag. 71—72 Taf. 13 Fig. 16—20). STEIN ging noch weiter und bezog sogar die von ihm beobachteten zweihörnigen Cysten auf *Peridinium tabulatum*, die einhörnigen dagegen auf *P. cinctum* (34, Taf. 13 Fig. 1—5; Taf. 12 Fig. 20—28).

KLEBS (11, 12) und BERGH (1, 2) sagen nichts Bestimmtes über diese Cysten. POUCHET, welcher gehörnte Cysten mit 2, 4 und 5 Theilungsproducten sah, bezog sie auf *Gymnodinium* und sprach die Vermuthung aus, dass eben aus diesen gehörnten Cysten die Gymnodinienketten entstünden, welche im Plancton angetroffen werden (20, pag. 44—45). Ferner beobachtete SCHILLING die Bildung zweihörniger Cysten bei der Süßwasserperidinee *Glenodinium cornifax* und beschrieb diesen Process in folgender Weise (27, pag. 269—270): an dem Vorderende von *G.* tritt ein weißer Fleck, das bildungsfähige Protoplasma, auf; das Thier bleibt stehen, und unmittelbar darauf stülpt sich am Vorderende ein gekrümmtes Horn aus; in gleicher Weise entsteht auch das hintere Horn, worauf der protoplasmatische Inhalt der zur Bildung gelangten Cyste sich nach deren Mitte zusammenzieht und von Neuem Furchen erhält; mit ihrem vorderen Ende befestigen sich die Cysten durch kurze keulenförmige Fäden an verschiedenen im Wasser befindlichen Gegenständen, so auch an Objectträgern, so dass sie selbst dann, wenn starke Wasserströme hindurch gelassen werden, an einer Stelle haften bleiben. In dieser Fähigkeit, sich zu befestigen, erblickt SCHILLING denn auch die wichtigste Bedeutung der Cysten. Die Beobachtungen von SCHILLING sind sehr eingehend und genau ausgeführt, allein auf Grund dieser Beobachtungen muss man annehmen, dass die zweihörnigen Süßwassercysten mit den zweihörnigen Meeresformen nichts gemein haben, indem sowohl die Bildungsweise als auch das fernere Schicksal der Cysten von *Gymnodinium lunula* durchaus von den oben beschriebenen abweichen.

SCHÜTT, einer der letzten Forscher, welcher diese Gebilde untersuchte, spricht sich über die von ihm beobachteten Cysten von *G. lunula* in folgender Weise aus (31, pag. 4): »Tafel 24 und 25 zeigen in Fig. 80 eine im vegetativen Zustande nackte Peridinee, *Gymnodinium lunula*, die zu gewissen Zeiten sich mit einer weichen Cellulosemembran von gedrehter Halbmondform umgibt.« Diese Beschreibung beweist, dass SCHÜTT nie den eigentlichen Process der Bildung halbmondförmiger Cysten gesehen hat; indem er von einem solchen spricht, stützt er sich einzig und allein auf seine Voraussetzungen, welche sich in diesem Fall als irrthümlich erweisen.

Gehen wir nunmehr zu meinen eigenen Beobachtungen über.

Das Material wurde in einer Tiefe von 50 Metern zwischen 7—9 Uhr morgens gefischt und auf der Station gegen 10 Uhr eingeliefert. In diesem Plancton aus großer Tiefe erregten runde, einkernige Cysten meine Aufmerksamkeit, welche die ersten Stadien in dem mir bekannten Theil des Entwicklungscyclus von *Gymnodinium lunula* darstellen. Die eigentliche Bildung der runden Cysten, die sehr wahrscheinlich als die Folge einer Copulation anzusehen ist, muss in noch früheren Morgenstunden oder vielleicht sogar in der Nacht vor sich gehen, indem ich im Plancton selbst die einkernigen Cysten nur selten antraf: meist kamen mir bereits weiter fortgeschrittene Stadien in der Entwicklung zu Gesicht.

Es ist bereits von vielen Protozoen bekannt, dass die Fortpflanzung (darunter auch die Theilung im freibeweglichen Zustand bei vielen Peridineen) bei ihnen nur in der Nacht vor sich geht; man kann daher nichts Merkwürdiges darin erblicken, wenn ein solcher Fall auch hier vorläge.

Eine jede derartige Cyste (ich will dieselbe mit *A* bezeichnen) hat das Aussehen einer Kugel, deren Wandung die ziemlich dicke, doppelt conturirte, bläuliche Hülle der Kapsel bildet (Taf. 1 Fig. 1). Die Färbung der Hülle ist nicht durch Pigment bedingt. Der Protoplasmakörper des Thieres ist (wie bei *Noctiluca*) an einer Stelle der Kugel, und zwar an deren Peripherie, in Gestalt einer unregelmäßig-sternförmigen Masse concentrirt; von dieser Masse aus verbreitet sich unter der gesammten Hülle eine sehr dünne Plasmaschicht, welche stellenweise verdickt ist. Bei Einstellung des Mikroskops auf die Oberfläche bemerkt man, dass der Cystenhülle von innen aus ein dünnes Plasmanetz anliegt, dessen Knotenpunkte und Stränge den im optischen Querschnitt sichtbaren Verdickungen der Plasmaschicht entsprechen; die Maschen des Netzes

dagegen repräsentiren die verdünnten Stellen des Plasmaschlauchs. Die gesammte Ausdehnung der Cyste innerhalb der dünnen plasmatischen Wandschicht wird von einer riesigen Vacuole oder Höhlung eingenommen, welche mit einer durchsichtigen farblosen Flüssigkeit angefüllt ist; in dieser Flüssigkeit bewegt und drängt sich eine zahllose Menge bisweilen äußerst kleiner, mitunter aber auch größerer Körnchen, welche in BROWNscher Molecularbewegung begriffen sind.

Diese Körnchen darf man unter keinen Umständen mit jenen Anhäufungen von in moleculärer Bewegung befindlichen Körnern verwechseln, die in dem Körper der Peridineen beim Absterben des Thieres oder überhaupt beim Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen beobachtet werden; solche Ansammlungen sind von SCHÜTT beschrieben worden (31, pag. 124).

Das Volum des Hohlraumes übertrifft dasjenige des plasmatischen Körpers des Thieres um das Zehnfache. Was die morphologische Bedeutung der Höhlung betrifft, so vergleicht SCHÜTT (31, pag. 41) die Vacuolen und die »mit Zellsaft gefüllten Hohlräume« der Peridineen mit den Höhlungen (Safträumen) in den Zellen höherer Pflanzen, wobei er darauf hinweist, dass die Grenzen zwischen der Höhlung und dem Plasmakörper bei den Peridineen weniger deutlich hervortreten, als bei den höherstehenden Pflanzen. Im vorliegenden Fall sind diese Grenzen ziemlich deutlich ausgesprochen.

Sowohl der Kern als auch die Chromatophoren und die farblosen Einschlüsse sind ausschließlich in der oben erwähnten sternförmigen Plasmamasse angeordnet, ohne sich auf die plasmatische Wandschicht auszubreiten. Der Kern ist groß und rund, seine fadenförmigen Chromatinelemente sind ganz regellos mit einander verflochten.

Bringt man eine mit einem Kern versehene Cyste A des Morgens unter das Deckglas, so kann man sie bis zum Abend am Leben erhalten und die successiven Theilungen so wie die Bildung der 16 Tochtercysten verfolgen, welche ich mit C_{16} bezeichnen will. Zuerst nimmt der runde Kern der Cyste A eine ovale Gestalt an, welche sich immer mehr und mehr in die Länge zieht; sodann beginnt er sich in der Mitte einzuschnüren und wird hantelförmig, worauf schließlich die Brücke zwischen beiden Hälften des Kerns sehr dünn wird und durchreißt; so erhalten wir zwei Tochterkerne (Fig. 2).

Der Kern, welcher vor der Theilung unregelmäßig und knäuel-

förmig erschien, nimmt nunmehr ein parallel-faseriges Aussehen an; ich werde mich jedoch hier nicht weiter bei der Kerntheilung aufhalten, da sie weiter unten eingehend beschrieben werden soll. In dem Protoplasma sind keine Anzeichen der bevorstehenden Theilung zu sehen; man bemerkt nur eine allmähliche Loslösung der plasmatischen Schicht von den Wänden der Cyste (Fig. 2), was späterhin zur Bildung einer peripheren Höhlung voll Flüssigkeit zwischen der Cystenhülle und dem Körper des Thieres führt. Diese Flüssigkeit stammt zweifellos von der inneren Höhlung des Thieres ab.

Es machte mir den Eindruck, als zöge sich die plasmatische Wandschicht nicht überall gleichmäßig zurück, sondern als gäbe es Stellen, wo sie längere Zeit hindurch mit der Cyste in Berührung bleibt; derartige Stellen sind infolgedessen bei der Loslösung der umgebenden Theile durch dünne plasmatische Stränge oder Säulchen mit der Cystenwandung verbunden (Fig. 1 *s*).

Unmittelbar nach der 1. Theilung strecken sich beide Tochterkerne sofort wieder in die Länge, nehmen eine hantelförmige Gestalt an und theilen sich, allein in einer zu der 1. Theilungsebene senkrechten Ebene (Fig. 3). Das Protoplasma hat sich zu dieser Zeit bereits überall von der Cystenwand zurückgezogen, innerhalb deren sich eine etwas comprimirte Plasmakugel mit 4 Kernen an einem Pole bildet. Gleichzeitig bemerkt man am kernlosen Pol den Beginn der Theilung des Protoplasmas in 4 Theile: zwei senkrecht zu einander verlaufende Furchen, welche an diesem Pol auftreten, schneiden immer tiefer und tiefer in den Körper des Thieres ein, indem sie die Höhlung mit den Körnchen in 4 Kammern zerlegen. Schließlich nimmt der vollständig getheilte Körper des Thieres die Gestalt einer in 4 Theile geschnittenen Apfelsine an (Fig. 6).

In der obigen Beschreibung ist der völlige Ausfall des Stadiums der Zweitheilung des Thieres hervorzuheben. In allen vier C_4 befindet sich ein Abschnitt der Höhlung mit tanzenden Körnchen; C_4 hat nicht mehr eine kugelförmige, sondern eine länglich-ovale Gestalt (Fig. 5). Ein jedes der Theilstücke C_4 wird von einer dünnen Hülle umgeben, welche bei den späteren Theilungen gleichzeitig mit dem Protoplasma eingeschnürt wird. Der Kern lagert sich sammt der ihn umgebenden plasmatischen Masse in der Nähe des einen Poles von C_4; er liegt dicht an der Oberfläche der Cyste, wobei er mit dem Protoplasma zusammen in Gestalt eines schmalen Gürtels die Hälfte des Cystenumfangs umfasst; der ganze übrige Theil der Cyste ist von der Höhlung mit den Körnchen eingenommen. Die Chroma-

tophoren liegen im Plasmagürtel angehäuft, besonders aber um die Einschnürungen der hantelförmigen Kerne.

Die Theilung geht inzwischen weiter. Auf die gleiche Weise, wie sich die C_4 bildeten, entstehen nunmehr durch Längstheilung 8 längliche Theilungsproducte C_8; ihre Kerne strecken sich sofort in die Länge, nehmen eine hantelförmige Gestalt an und bereiten sich zu einer neuen Theilung vor. Die Cysten C_8 liegen paarweise und in paralleler Richtung zu einander in der Cyste A; in einem jeden Paar befinden sich die Längsachsen der hantelförmigen, von protoplasmatischer Masse und Chromatophoren umgebenen Kerne in einer Linie. Die 4 Paare von Cysten C_8 geben in der Cyste A, wenn man sie von einem der spitzen Enden aus betrachtet, das Bild eines gelblichen, in der Mitte durchschnittenen Quadrats: die Seiten werden von den Anhäufungen von Protoplasma mit Kernen gebildet, während in der Mitte und außerhalb dieser Anhäufungen die gemeinsame Höhlung der Cyste A durchscheint. Diese normale Anordnung der Tochtercysten wird jedoch durch Druck auf das Deckglas leicht verändert und gestört, worauf sich die Cysten C_8 und selbst C_4 ganz unregelmäßig lagern. Ein derartiger Fall ist in der Fig. 5 abgebildet, wo der Beginn der Theilung von C_4 in C_8 dargestellt ist. Nach der Bildung der 8 Cysten C_8 unterbleibt in einigen Cysten A (allein ziemlich selten) eine weitere Theilung, während viel häufiger eine jede Cyste C_8 sich nochmals theilt; im ersteren Falle werden im Inneren der Cyste A 8, im letzteren 16 lange sichelförmige Cysten gebildet. Ich habe keinerlei Regelmäßigkeit oder Abhängigkeit von äußeren Ursachen in der Bildung der Cysten mit 8 oder 16 Sicheln bemerkt; die Dimensionen der aus den C_8 und C_{16} hervorgehenden Sicheln wichen in einigen Fällen ziemlich stark von einander ab (Fig. 15 für C_8 und Fig. 10—12 für C_{16}).

Die ersten Anzeichen der Theilung sind an den Enden der Cysten zu bemerken, wo auf der Hülle eine leichte Furche auftritt; diese vertieft sich sodann sehr beträchtlich und geht in einen schmalen Ausschnitt über (Fig. 5). Man sieht, wie die Stränge des durchsichtigen Protoplasmas, welches die Cystenhülle auskleidet, allmählich und dem sich vertiefenden Ausschnitt folgend in die eine der beiden sich bildenden Tochtercysten verlaufen (Fig. 5). Gleichzeitig mit der Theilung geht jedoch hier auch ein rasches Wachsthum vor sich: die Enden der entstehenden Tochtercysten, die zuerst stumpf waren, spitzen sich zu, ziehen sich stark in die Länge und krümmen sich; dabei legt sich das Ende der einen Tochtercyste

hinter das entsprechende Ende der andern (Fig. 8). Die Theilung schreitet von den Enden der Cyste immer weiter nach der Tiefe zu fort, indem sie sich dem Kern nähert, der sich immer noch auf dem hantelförmigem Stadium befindet. Wie ich schon oben bemerkt habe, ist der hantelförmige Kern in der Weise in der Cyste angeordnet, dass seine Längsachse senkrecht zu der der Cyste verläuft; der Kern selbst bildet mit dem ihn umgebenden Plasma, indem er der Cystenwand von innen anliegt, gewissermaßen die Hälfte eines engen Gürtels, welcher die Cyste der Quere nach umfasst. Man kann demnach in einer jeden Cyste C_8 (zur Vereinfachung der Beschreibung) eine »ventrale« Seite (worin der plasmatische Halbgürtel der Wandung anliegt) und eine »dorsale« Seite unterscheiden. Die Theilung geht auf der dorsalen Seite rascher vor sich als auf der ventralen, so dass die Cyste in kurzer Zeit der Länge nach bereits vollständig in zwei Theile getheilt ist, mit Ausnahme eines kleinen medianen Bezirks auf der ventralen Seite, wo der noch immer nicht gänzlich getheilte Kern liegt (Fig. 9). Die Theilung des Protoplasmas (mit Ausnahme der ersten Stadien) erfolgt sehr rasch in wenigen Minuten, während die des Kerns vom Beginn des Auftretens einer leichten Einschnürung bis zu der Loslösung der beiden Tochterkerne mehr als eine Stunde in Anspruch nimmt. Es lassen sich infolgedessen in der Theilung der C_8 zwei Perioden unterscheiden. In der 1. Periode eilt der Kern dem Plasma beträchtlich voran, indem letzteres sich nur an beiden Enden theilt. Sodann tritt, wenn der Kern sich annähernd im Stadium der Fig. 8 befindet, rasch eine Theilung der Cystenhülle mit dem Protoplasma an allen Stellen ein, mit Ausnahme des Bezirks um den Kern, während nunmehr der Kern in der Geschwindigkeit der Theilung hinter dem Plasma zurückbleibt. Hierauf erfolgt die rasche definitive Theilung der Cyste in zwei Abschnitte: es bilden sich die sichelförmigen C_{16}. Für die Dauer der Theilung des Kerns und des Plasmas bestehen jedoch augenscheinlich keine strenge Regeln; jedenfalls beobachtet man nicht selten Abweichungen von dem oben beschriebenen typischen Verlauf der Theilung.

Vom Beginn der 1. Theilung an befinden sich die Kerne bis zu der Bildung der Cysten C_{16} ununterbrochen in Theilung, ohne ein Stadium der Ruhe durchzumachen. Was die Einzelheiten der Kerntheilung betrifft, so nimmt der anfangs runde Kern zuerst eine ovale Gestalt an, worauf er von einer breiten aber wenig tiefen Querfurche umfasst wird; das Chromatin, das sich bis dahin im

knäuelförmigen Stadium (Spirem) befunden hatte, ordnet sich zu einer compacten Masse von Fäden an, deren Richtung parallel zur Längsachse des Kerns und senkrecht zur Theilungsebene verläuft (Fig. 7*a*). Hierauf wird die ringförmige Einschnürung tiefer, und die Chromosomen werden gleichsam von den beiden einander gegenüberliegenden Polen des in der Theilung begriffenen Kerns angezogen, wo sie mit fortschreitendem Auseinandertreten der beiden Kernhälften ihre parallele Lage einbüßen und sich krümmen (Fig. 7*b*). Weder Centrosomen noch irgend welche plasmatische Strahlungen sind dabei in der Umgebung des Kerns zu beobachten. Die ringförmige Einschnürung greift noch tiefer ein, und schließlich bleiben zwischen den auseinander tretenden Hälften des Kerns nur noch einige wenige Chromatinfäden übrig (Fig. 7*c*). Sodann zerreißen auch diese Fäden, treten auseinander, und zwischen den beiden Tochterkernen bleibt nur noch kurze Zeit hindurch eine dünne homogene Brücke bestehen. In Anbetracht dessen, dass von mir am Kern von *G. obtusum* eine Kernmembran mit Sicherheit constatirt wurde, während bei der Theilung die gleichen Bilder zur Beobachtung kamen, glaube ich vermuthen zu können, dass die Brücke im gegebenen Fall eben von dieser noch nicht durchrissenen Membran gebildet wird.

Bei der Theilung des Kerns von *G. lunula* ist hervorzuheben, dass die Theilungsebene senkrecht zu dem Längsdurchmesser des Kerns gerichtet ist, während sie bei *Ceratium hirundinella*, wo die Theilung ausführlich von Lauterborn (13, pag. 178, 179) beschrieben wurde, diesem Durchmesser parallel ist, und die Chromatinfäden sich parallel zur kurzen Achse des Kerns lagern. Die Anordnung der Chromatinfäden an den Kernpolen konnte ich, gleich Lauterborn, nicht genau feststellen.

Gegen das Ende der Theilung befinden sich demnach in der Cyste *A* 16 sichelförmige C_{16}, welche paarweise angeordnet sind. Infolge des gleichzeitigen starken Wachstums der Tochtercysten werden die Wandungen der Muttercyste stark ausgedehnt, wobei sich der Umfang der letzteren bedeutend vergrößert.

Über den Grad dieser Vergrößerung und die Geschwindigkeit, womit sie erfolgt, kann man am besten auf Grund nachstehender Messungen urtheilen. Der Durchmesser einer Cyste mit 8 C_8 erwies sich auf einer mit Hilfe der Camera lucida entworfenen Zeichnung gleich 10 cm; nach 2 Stunden, im Stadium C_{16}, betrug er bereits 12 cm. Da nun das Verhältnis der beiden Radien $\frac{R}{r} = 1{,}2$ beträgt

(wobei R den Radius der 2. Messung bedeutet), das der Volumina dagegen $\frac{V}{v} = (1,2)^3 = 1,728$, so ergibt es sich, dass das Volumen sich fast verdoppelt hat. Infolge eines solchen Anschwellens der Cyste A und der dadurch verursachten Anspannung ihrer Wandung zerreißt einige Zeit nach der Bildung der C_{16} die Cyste, und die 16 Sicheln treten aus. Dieser Vorgang tritt gewöhnlich zwischen 3 und 5 Uhr Nachmittags ein. Die ganze Entwicklung von C_1 bis C_{16} dauert demnach 5—7 Stunden.

Die soeben nach außen gelangte sichelförmige Cyste hat ein Aussehen, wie es in Taf. 1 Fig. 10 abgebildet ist. Der Plasmaschlauch erfüllt die gesammte Cyste, indem er nur an beiden Enden von ihrer Hülle etwas absteht. Die Cystenhülle, die bei der Einwirkung von Chlorzinkjod eine ziemlich deutliche Reaction auf Cellulose gibt, wird mit der Zeit compacter und weniger durchlässig für die fixirenden Flüssigkeiten.

Die Cyste hat die Gestalt eines regelmäßigen Halbmonds oder vielmehr einer Sichel mit einer geringen Vorwölbung in der Mitte der eingebogenen Seite; dieser Vorwölbung liegt der Kern mit der hauptsächlichsten Anhäufung von Protoplasma und Chromatophoren an.

In Übereinstimmung mit der früheren Bezeichnungsweise wollen wir die concave Seite des Halbmondes, auf welcher der Kern liegt, als die ventrale, die convexe Seite als die dorsale bezeichnen. Der Kern liegt demnach an der Mitte der ventralen Seite der Cyste, indem er sich nach dem Innern der letzteren vorwölbt und fast bis an die dorsale Seite reicht, wo zwischen Kern und Cystenhülle dicke, kurze Plasmastränge ausgespannt liegen. Im Reste der Cyste bildet das Plasma eine dünne Wandschicht, auf welcher ein Netz verdickter plasmatischer Stränge hervortritt; in letzteren liegen hier und da Chromatophoren und längliche farblose Einschlüsse (Leucoplasten) zerstreut. Das Innere des Plasmaschlauchs ist von einer farblosen durchsichtigen Flüssigkeit angefüllt, in welcher sich eine Menge kleiner Körnchen umherbewegt. Der Kern ist zum erstenmal seit Beginn der Theilung in ein Ruhestadium getreten: seine Chromatinfäden sind zu einem Knäuel verwirrt. Dies ist auch wohl begreiflich, indem die Theilung nunmehr auf lange Zeit unterbrochen wird, und die weitere Entwicklung sich während mehrerer Stunden auf die allmähliche Concentration des Protoplasmas innerhalb der Cyste beschränkt. Dabei zieht sich die dünne plasmatische Wand-

schicht nach und nach von der Cystenwand zurück; an den Enden der Cyste geht dieser Process viel rascher vor sich, als in der Mitte, so dass wenn in der Mitte, zwischen Plasmaschlauch und Cystenhülle, erst ein schmaler Raum zu bemerken ist, sich an den Enden der Sichel bereits geräumige Höhlungen gebildet haben (Fig. 11).

Indem sich der Plasmaschlauch von der Wandung der Cyste zurückzieht, nimmt er gleichzeitig an Umfang ab und concentrirt sich auf die Mitte der Cyste. Dies erfolgt langsam, allmählich, ohne starke lokale Einstülpungen oder Zerreißungen, wie solche von Schütt (31, Taf. 25 Fig. 80; Tafelerklärung pag. 167) angegeben wurden. Schütt erklärt seine Abbildung in nachstehenden Worten: »Zurückziehung des Plasmakörpers aus den Hörnern der Membran. In der Mitte jedes Hornes hat eine Einstülpung den Plasmaschlauch dem centralen Plasmabalken genähert, vier schmale Plasmahörnchen an der Cellulosewand zurücklassend.«

Eine derartige Erscheinung habe ich, wie bereits oben bemerkt, niemals beobachtet, und sie scheint mir nicht normal zu sein. Die Zurückziehung und Concentration erfolgt augenscheinlich auf Kosten der Flüssigkeit im Plasmaschlauch; diese sickert wohl durch das Plasma hindurch und tritt in die Höhlung der Cyste über. Es ist von Interesse, dass in dieser Höhlung zu gleicher Zeit kleine umhertanzende Körnchen auftreten; auf welche Weise diese, d. h. feste Theilchen, aus der Höhlung des Plasmaschlauchs in die der Cyste gelangen, kann ich nicht angeben.

Bei der ferneren Concentration tritt in der unmittelbaren Nachbarschaft des Kerns ein charakteristischer vacuolenartiger Einschluss auf (Fig. 11, 12 *Incl*). Er ist meist bereits etwa 3 Stunden nach dem Austritt der C^1_{16} (ich werde die Reihenfolge der Theilungen und der Bildung neuer Individuen innerhalb der Sicheln durch Zahlen oben an dem Buchstaben C_{16} bezeichnen: C^1_{16}, C^2_{16}, C^3_{16} .....) aus der Muttercyste zu bemerken, allein sein Auftreten selbst habe ich nicht verfolgen können. Später, während der Theilung des Inhalts der Sicheln, nimmt der erwähnte Einschluss allmählich an Umfang ab und scheint den Charakter eines Tropfens Flüssigkeit zu verlieren, indem er vielmehr die Gestalt eines Klümpchens annimmt. Eine wichtige Bedeutung kommt diesem Einschluss jedenfalls nicht zu, da er bei der Theilung des Plasmaschlauchs unverändert in eines der neuen Individuen übertritt und darauf auch in einer der C^3_{16} constatirt wird; häufiger jedoch verschwindet er schon im Stadium C^2_{16}.

Einige (4—5) Stunden nach dem Austritt aus der Muttercyste erreicht die Concentration des Protoplasmas in C^1_{16} ihr Ende (Fig. 12). Die Anordnung des Kerns und der größten Plasmaansammlung bleibt dabei wie vorher; in der übrigen Ausdehnung des Plasmaschlauchs nimmt die Dicke der plasmatischen Schicht und der Plasmastränge infolge der Concentration zu. Die stäbchenförmigen Chromatophoren, die früher einzeln in den langen plasmatischen Strängen zerstreut lagen, rücken nunmehr zusammen und beginnen zu verästelten Plättchen zu verschmelzen; die Enden des Plasmaschlauchs allein bestehen aus vollständig farblosem, durchsichtigem Plasma ganz ohne Chromatophoren.

Nachdem der Inhalt der Sicheln eine solche Gestalt angenommen hat, schreitet er zur 1. Theilung, als deren erstes Merkmal das Auftreten einer seichten und schräg ringförmigen Furche etwa in der Mitte des länglichen Plasmaschlauchs angesehen werden darf; diese Furche ist auf der ventralen und dorsalen Seite stärker, während sie sich auf beiden lateralen Seiten verliert; sie nimmt allmählich an Tiefe zu und schnürt den Plasmaschlauch in zwei Theile ein; die Theilungsebene steht nicht senkrecht zur Längsachse des Plasmaschlauchs, sondern schneidet sie unter einem schiefen Winkel (Fig. 13); infolgedessen legen sich die Enden der beiden neuen Individuen schief über einander.

Nach dem Auftreten der Ringfurche gibt der Kern seine Ruhe auf und streckt sich in die Länge, seine Chromatinfäden lagern sich parallel zu einander, und er theilt sich ganz so, wie es für C_4 und C_8 beschrieben worden ist.

Der Plasmaschlauch von C^1_{16} theilt sich gewöhnlich in zwei Theile, von denen der eine etwas größer ist als der andre. Das Chromatin in den Kernen beider Sprösslinge tritt in Ruhe, d. h. in das Knäuelstadium ein; nach einiger Zeit streckt sich der Kern in dem größeren Sprössling wiederum in die Länge; es bildet sich eine Ringfurche um das Individuum, und es erfolgt eine Theilung, die zum Stadium C^3_{16} (Fig. 14) führt, d. h. zu einer Sichel mit 3 Sprösslingen. Hierauf theilt sich die kleinere Hälfte des ursprünglichen Plasmaschlauchs allein, und es entsteht das Stadium C^4_{16}. Um diese Zeit haben die Chromatophoren ein zartes Wandnetz aus verästelten Plättchen gebildet (Fig. 16); die Grenzen der Plättchen sind nicht zu unterscheiden, und die Getrenntheit der letzteren wird nur durch ihr Zusammenschrumpfen zu einzelnen gelben Klümpchen beim Absterben des Thieres bewiesen. Das Tanzen der Körnchen im Inneren

der stark reducirten Höhlungen der Theilungsproducte dauert an. Außerdem bemerkte ich an der Oberfläche der Individuen C^{4}_{16} (Fig. 17), nach außen von den Chromatophoren, ein äußerst zartes, fortwährend oscillirendes Geflecht äußerst dünner, farbloser, stark lichtbrechender Fädchen; diese bestehen aus rosenkranzförmig angeordneten Körnchen und scheinen an einigen Punkten gleichsam fixirt zu sein, wobei die Fadenstücke zwischen den Befestigungsstellen sich in zitternder und oscillirender Bewegung befinden; der Faden kann an einem dieser Punkte abreißen, sich an einer andern Stelle der Oberfläche wieder befestigen und von neuem zu oscilliren beginnen. Auf diese Weise verändern diese körnigen Fäden allmählich ihre Lage. Es ist schwer zu entscheiden, welchen Ursprung sie haben, und worin ihre Bedeutung besteht.

Unmittelbar nach dem Stadium C^{4}_{16} entstehen durch neue Theilungen die Cysten C^{5}_{16}, C^{6}_{16} und schließlich C^{8}_{16}. Das letztere Stadium habe ich im ganzen nur 2 oder 3 Male, und zwar in Gestalt bereits ausgebildeter Gymnodinien angetroffen.

In solch regelmäßiger und gleichförmiger Weise verläuft jedoch die Theilung nur im allergünstigsten Falle; sehr häufig geht sie dagegen auf etwas andere Weise, oder aber sie gelangt nicht bis zu dem Stadium der 8 Gymnodinien.

Erstens theilt sich der Plasmaschlauch in jenen seltenen Fällen, wo aus der Muttercyste *A* nur 8, nicht aber 16 sichelförmige Cysten C^{1}_{8} gebildet werden, bei den letzteren in 2 vollkommen gleiche Hälften; in Übereinstimmung hiermit theilen sich später beide Sprösslinge gleichzeitig (Fig. 15), so dass sofort das Stadium C^{4}_{8} entsteht; das Stadium C^{3}_{8}, welches $C^{3}_{16}{}^{1}$ (in den Sicheln mit ungleichen Producten der 1. Theilung) entspricht, fällt hier demnach aus.

Ebenso fallen offenbar die Stadien C^{5}_{8}, C^{7}_{8} (und vielleicht auch C^{6}_{8}) aus, und es entsteht sogleich C^{8}_{8}, eine sichelförmige Cyste mit 8 Sprösslingen. Vielleicht ist dies aber auch die ursprüngliche Erscheinung.

Zweitens haben wir es mit einer Erscheinung zu thun, welche das Verständnis des Entwicklungsgangs anfangs bedeutend erschwert und wahrscheinlich infolge des Lebens unter künstlichen Bedingungen eintritt: es ist dies die Hemmung der Theilung in den Sicheln in den Stadien C^{6}_{16}, C^{5}_{16} ... und sogar in C^{1}_{16}, sowie die vorzeitige Bildung von geißeltragenden Gymnodinien. Beim normalen Verlauf der Theilungen behalten die Theilungsproducte in den sichelförmigen Cysten bis zu C^{8}_{16} die Gestalt runder plasmatischer Körper, welche

noch keine Anzeichen der Organisation von Gymnodinien an den Tag legen; jedenfalls habe ich in den sichelförmigen Cysten niemals die Theilung der bereits ausgebildeten Gymnodinien gesehen. Sehr häufig erhalten jedoch die Theilungsproducte nach ein- oder mehrmaliger Theilung eine Längs- und eine Querfurche, bilden Geißeln und nehmen die Gestalt richtiger Gymnodinien an, wenngleich diese auch etwas größer sind, als in den Sicheln mit 8 Sprösslingen. Ist es einmal bis zu der Bildung von Gymnodinien gekommen, so bedeutet dies, dass die Theilung ein Ende erreicht hat, und dass keine weiteren Entwicklungsvorgänge mehr zu erwarten sind.

Derartige vorzeitig zur Bildung gelangte Gymnodinien erweisen sich jedoch als durchaus lebensfähig, und es gelang mir, sie mehrere Male 12 Tage lang am Leben zu behalten. Es fragt sich nur, ob man derartige Erscheinungen als normal ansehen kann, und ob sie auch unter natürlichen Bedingungen auftreten.

Ich vermuthe, dass die Hemmung in der Entwicklung ganz den künstlichen Bedingungen zuzuschreiben ist, worin sich die Cysten befinden; der Mangel an Sauerstoff, die geringe Quantität von Wasser, dessen beträchtlicher Temperaturwechsel — alles dieses kann die Entwicklung hemmen. Die für viele Fälle von Sporenbildung so überaus typische Zahl der Sporen, nämlich 8, das Auffinden sichelförmiger Cysten mit 8 Sprösslingen im Meere durch Claparède & Lachmann (8, pag. 72—73) sowie der Vergleich mit den weiter unten beschriebenen Gymnodinien, veranlassen mich andrerseits dazu, gerade die letztere Zahl für das normale Verhalten anzusehen.

Den extremsten Fall von Entwicklungshemmung, nämlich die Bildung von nur einer großen Gymnodinie in der Sichel, hat auch Schütt beobachtet, worauf vielleicht auch seine Erklärung vom Ursprung der sichelförmigen Cysten durch Encystirung der Individuen bei *G. lunula* zurückzuführen ist (31, pag. 4).

Eine solche Bildung von Gymnodinien im Stadium C^1_{16} ist in Taf. 1 Fig. 20 dargestellt; der Beginn dieses Processes, und zwar die Bildung der Querfurche, erinnert an den Beginn der Theilung und unterscheidet sich von dieser nur dadurch, dass sich über der Ringfurche ein ringförmiger Wulst erhebt, der hervorragende Rand der zukünftigen Querfurche (Fig. 18). Die Lage der Längsfurche habe ich nicht gesehen, sondern bei derartigen Individuen, gleich Schütt, nur eine einzige Geißel, und zwar die Querfurchengeißel, beobachtet. (Bei der genannten Art ist es sehr leicht, die Längsfurchengeißel von der Querfurchengeißel schon durch die Art und Weise des

Schwingens zu unterscheiden: jene schwingt sehr rasch, während sich diese nur langsam wellenförmig hin und her biegt, wobei die Schwingungswellen von der Basis nach der Spitze der Geißel zu verlaufen.) Ich glaube sogar am Vorhandensein einer Längsfurche bei den Gymnodinien C^1_{16} zweifeln zu müssen; vielleicht wird eine solche bei einer so weitgehenden Entwicklungshemmung überhaupt nicht gebildet. Dies ist um so wahrscheinlicher, als SCHÜTT (31, Taf. 25 Fig. 80) eine solche Längsfurche ebenfalls nicht abbildet. In solchen Exemplaren beobachtet man klümpchenförmige Überreste des oben beschriebenen vacuolenartigen Einschlusses. Derartige extreme Fälle von Hemmungen in der Entwicklung werden nur selten beobachtet; ich selbst habe deren nur 3 zu Gesicht bekommen.

In den häufigsten Fällen bleibt die Entwicklung auf den Stadien C^3_{16}, C^5_{16} und C^6_{16} stehen. Die Gymnodinien sind in solchen Sicheln bereits ganz normal und unterscheiden sich von denen in C^8_{16} nur durch ihre bedeutendere Größe. Ihr Körper hat eine annähernd ovale Gestalt (Fig. 22), wobei seine Länge die Breite nur um ein weniges übertrifft. Die Windung der Querfurche ist unbedeutend und nähert sich einem Kreis; betrachtet man eine *G. lunula* von der Seite der Längsfurche aus, so schneidet das rechte Ende der Querfurche die Längsfurche höher als das linke. Am Anfang des rechten Endes der Querfurche nimmt die Querfurchengeißel ihren Ursprung; sie liegt niemals in der Querfurche, sondern ragt in die Höhlung der Cyste herein, wo denn auch ihre langsamen, wellenförmigen Bewegungen erfolgen. Die Längsfurchengeißel ist direct nach hinten gerichtet und entspringt hinter der Querfurchengeißel.

Innerhalb der Gymnodinien sind anfangs noch Überreste der Höhlung mit tanzenden Körnchen zu sehen; später hört die Bewegung der Körnchen auf, und die Höhlung verschwindet. Die Chromatophoren haben das Aussehen verästelter Plättchen. Der Kern befindet sich im Knäuelstadium. Zwischen den Gymnodinien besteht keine directe Verbindung, wie sie von POUCHET (21, pag. 44—45) angeblich beobachtet wurde, was ihn denn auch dazu veranlasste, die frei im Plancton herumschwimmenden Paare kleiner Gymnodinien mit den sichelförmigen Cysten in Verbindung zu bringen. Allein die Gymnodinien liegen in der Cyste, ohne im geringsten ihre Lage zu verändern, und indem sie sich gegenseitig berühren; nur durch das Eintreten ungünstiger Bedingungen, wie z. B. das Übertragen in Fixirgemische, werden sie dazu veranlasst, ihre Lage

zu verändern: in solchen Fällen entfernen sich die Gymnodinien von einander und beginnen sich lebhaft in der Cyste umherzudrängen. Eine regelmäßige Lage der Gymnodinien in der Cyste, welche auf ihre Abstammung von zwei ursprünglichen Theilungsproducten hinweist, ist durchaus nicht so beständig anzutreffen, wie POUCHET (20) es angibt. Man kann dies aus Taf. 1 Fig. 22 und 23 ersehen: auf der ersteren haben die 3 Individuen eine ganz gleiche Lage, auf der 2. dagegen sind die 8 Individuen symmetrisch in 2 Gruppen zu je 4 Individuen geordnet.

Wie ich bereits bemerkt habe, blieben einige Cysten während 12 Tage am Leben, wobei die Bewegung der Geißeln die ganze Zeit über ununterbrochen andauerte. Sodann begann die Hülle der Sichel zu schrumpfen, sich zusammenzuziehen, ihre Conturen wurden undeutlich, und schließlich zerriss sie, während die Gymnodinien in das Wasser fielen. Allein noch bevor dies geschah, bildete sich um eine jede eine dünne membranöse Hülle. Diese neugebildeten einzelnen kleinen Cysten waren von regelmäßiger ovaler Gestalt, ohne Spuren einer Querfurche; ihr Inhalt nahm infolge der Concentration des Protoplasmas mit Chromatophoren eine mehr intensiv gelbe Färbung an und zog sich von der Hülle zurück, wobei er um sich herum eine Höhlung mit tanzenden Körnchen zurückließ. An dem Körper des Thieres waren immer noch eine Längs- und eine Querfurche zu unterscheiden, obgleich sie stark abgeflacht erschienen (Fig. 25). Im Innern solcher Cysten sind keine Geißeln enthalten; in der Höhlung zwischen den ovalen Cysten und der Wandung der zusammengeschrumpften Sicheln sind dagegen stets einige Vacuolen oder Bläschen zu bemerken; letztere entstehen aus den Geißeln, welche von den Gymnodinien vor der Encystirung abgeworfen werden. Die Geißeln rollen sich nach einer ziemlich langen selbständigen Bewegung, wie schon von BÜTSCHLI (7) beschrieben, innerhalb der Cyste auf und verschmelzen eine jede zu einer kleinen Vacuole, welche noch ziemlich lange nachher erhalten bleibt.

In dem oben beschriebenen Zustande verblieben die Gymnodinien noch mehrere Tage; schließlich begannen sie anzuschwellen, die Chromatophoren schrumpften zu kleinen Klümpchen zusammen, der Kern nahm bedeutend an Volum zu, mit einem Wort: es trat der Tod ein.

Die ovalen kleinen Cysten kann man als »individuelle« bezeichnen im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Arten von

Cysten — den »Fortpflanzungscysten« oder »gemeinsamen Cysten«. Offenbar werden die individuellen Cysten erst bei dem Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen gebildet; in der Natur muss nach den sichelförmigen Cysten eine Periode des freibeweglichen Lebens eintreten, worauf die Bildung von geißeltragenden Gymnodinien innerhalb dieser Cysten hinweist. Die Bildung individueller Cysten wird auch bei vielen andern Peridineen häufig beobachtet.

In dem Entwicklungscyclus von *G. lunula* treten demnach Cysten von dreierlei Art auf: a) die große runde Muttercyste *A*, welche b) 16 sichelförmige Cysten entstehen lässt; eine jede der letzteren kann c) 8 ovale individuelle Cysten hervorbringen. Im allgemeinen verläuft die Entwicklung annähernd in folgenden Zeitintervallen: um 10 Uhr Morgens trifft man die Cysten *A* mit 2 (seltener mit 1) Kernen an; gegen 2 Uhr befinden sich in ihnen bereits 8 C_8; um 4 Uhr platzt die Cyste *A*, und es treten 16 sichelförmige C_{16} nach außen; gegen 4—6 Uhr Morgens des nächsten Tages enthält jede Sichel bereits 2 C^2_{16}, um 10 Uhr Morgens dagegen 3 oder 4 Theilungsproducte. Die ferneren Termine für die Weiterentwicklung konnten nicht festgestellt werden. Unter natürlichen Bedingungen muss der Process augenscheinlich rascher verlaufen und bis zu der Bildung der C^8_{16} nicht mehr als 1 Tag brauchen.

Das Endresultat der Entwicklung bilden die aus einer Muttercyste *A* hervorgehenden $16 \times 8 = 128$ kleinen Gymnodinien.

Bis jetzt ist die Bildung vieler Sporen bei den Peridineen nur von Schütt, welcher »Sporenhaufen« von 64 ovalen Sporen sah, deren Ursprung er jedoch nicht nachweisen konnte (31), und Pouchet (21, pag. 63—66) beobachtet worden. Letzterer Autor beschreibt die Bildung zahlreicher (die genaue Anzahl ist nicht angegeben) geißeltragender Gymnodinien bei dem parasitischen *G. pulvisculus*; diese Art vermehrt sich jedoch ohne die Bildung einer gemeinsamen Cyste, durch einfache fortgesetzte Zweitheilung. Der Beobachtung von Pouchet ist wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden, und zwar einerseits wahrscheinlich aus dem Grunde, weil sie eine aberrante, parasitische Species betrifft, anderseits aber deshalb, weil die Zugehörigkeit von *G. pulvisculus* zu den Peridineen noch nicht genau festgestellt ist: Bargoni, welcher diese Art nach Pouchet untersuchte, aber seine Arbeit nicht kannte, beschreibt die Species als *Salpicola amylacea* und stellt sie zu den Rhizopoda monothalamia. Allein Bargoni befindet sich im Irrthum, und Pouchet ist mit seiner Bestimmung unstreitig im Recht.

Im Entwicklungscyclus von *G. lunula* bleibt noch eine wichtige Lücke zwischen dem Stadium des kleinen geißeltragenden *Gymnodinium* und der großen, das letztere hundertfach an Umfang übertreffenden Cyste *A* bestehen. Welches sind nun die Vermuthungen, die in dieser Beziehung gehegt werden?

Bis zur neuesten Zeit war nur die ungeschlechtliche Vermehrung der Peridineen durch Theilung bekannt, obgleich alle Autoren einstimmig auch für diese Gruppe von Protozoen das Vorhandensein eines geschlechtlichen Aktes für nothwendig erkannten. Kürzlich gelang es ZEDERBAUER (36) bei der Süßwasserspecies *Ceratium hirundinella*, eine echte Copulation nachzuweisen; es copuliren die Plasmaschläuche zweier Individuen, nachdem sie sich zuvor vom Panzer zurückgezogen haben, worauf sie zu einer runden Zygospore verschmelzen. Von letzteren bemerkt der Autor nur, dass sie »vermuthlich zu den sogenannten Cysten werden« (36, pag. 8). Der ganze Process erinnert sehr an die Copulation bei vielen Conjugatae, besonders aber bei den Desmidiacea.

Ich vermuthe, dass wir es auch im gegebenen Fall nicht mit einer einfachen Theilung »im dauernden Ruhezustande« zu thun haben, sondern mit einer Theilung der Zygospore (der Cyste *A*), welcher ein geschlechtlicher Akt vorausgegangen ist.

Wahrscheinlich leben die kleinen Gymnodinien, die die sichelförmigen Cysten verlassen, eine Zeitlang frei, copuliren darauf und lassen eine große, runde Zygospore, die Cyste *A*, entstehen. Die Copulation erfolgt wahrscheinlich in der Nacht, indem ich am Morgen stets bereits fertige Cysten mit 1 oder 2 Kernen zu Gesicht bekam. Die fehlende Übereinstimmung in den Dimensionen der kleinen Gymnodinien und der riesigen Cyste *A* darf uns nicht stören, da das Wachsthum bei *G. lunula*, worauf bereits oben hingewiesen wurde, sehr rasch vor sich geht; außerdem wird der größte Theil der Cyste *A* nicht von Protoplasma, sondern von einer riesigen Höhlung oder Vacuole mit tanzenden Körnchen eingenommen.

Die Unmöglichkeit Plancton zu erhalten, welches Nachts erbeutet worden wäre, beraubte mich der Gelegenheit, die Lücke in dem Entwicklungscyclus von *G. lunula* auszufüllen; aus diesem Grunde bleiben die oben ausgesprochenen Vermuthungen rein hypothetischen Charakters.

Es erübrigt noch einige Worte über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *G. lunula* zu sagen. In seiner Übersicht über »Die natürlichen Pflanzenfamilien« hält SCHÜTT (32, pag. 3) die

sichelförmige Cyste noch immer für eine selbständige Art und ein besonderes Individuum; er lässt diese Cysten *Pyrocystis noctiluca* Murray nahestehen und vereinigt sogar beide Species zur Gattung *Pyrocystis*, deren Diagnose lautet: »Zelle mit dünnem, der Membran anliegendem Plasmaschlauch und großem Saftraum, nur zeitweilig Gymnodinienform annehmend«.

Die von mir aufgefundene kugelförmige Cyste *A* widerlegt zwar die specifische Selbständigkeit der sichelförmigen Cysten, muss aber die beiden oben erwähnten Species einander noch näher bringen, indem diese Cysten *A* den *Pyrocystis*, welche ich in Neapel in Menge angetroffen habe, außerordentlich ähnlich sehen. Anderseits aber hat *P.* niemals ein Gymnodinienstadium, und wenn man bei ihr auch eine Theilung in 2 und sogar in 4 Sporoblasten beobachtet, so treten letztere später aus der Mutterhülle aus, indem sie eine eigene Hülle erhalten, und geben demnach in verkleinertem Maßstab eine genaue Copie des mütterlichen Organismus ab.

Auf jeden Fall bin ich gegen eine Ausscheidung von *G. lunula* aus der Gattung *Gymnodinium*; so lange die Entwicklung der Peridinea, speciell der Gymnodiniacea nicht vollständig untersucht ist, kann als einziger Maßstab bei der Vergleichung zwischen einzelnen Gattungen und Arten dieser Gruppe einzig und allein die freibewegliche geißeltragende Form dienen. Letztere zeigt bei *G. lunula* keinen wesentlichen Unterschied von den übrigen Arten der Gattung, zu welcher die von mir untersuchte Species aus diesem Grunde denn auch gestellt werden muss.

Gymnodinium roseum nov. sp.

Ende Mai, etwas später als *G. lunula*, kamen mir Cysten andrer Art zu Gesicht, welche ebenfalls zu den Peridineen gehörten, aber sich durch noch eigenthümlichere Merkmale auszeichneten. Im frühesten von mir beobachteten Stadium haben solche Cysten das Aussehen einer Kugel mit einem röthlichen, körnigen plasmatischen Inhalt, worin stets eine ziemlich geräumige Höhlung enthalten ist, und einer ziemlich dicken festen Membran. An einer Stelle der Kugel ist in der Hülle eine kleine runde Öffnung zu bemerken, durch welche ein ebenfalls rundes Plasmaklümpchen nach außen ausgestülpt wird (Taf. 2 Fig. 26). Dieses ist farblos, im Gegensatz zu dem röthlichen Plasma der Cyste selbst (welche wir als die Cyste *X* bezeichnen werden); man bemerkt darin zahlreiche kleine Körnchen und ein größeres, rundes, convex-concaves schalenförmiges Gebilde,

das sich bei genauerer Betrachtung als das Deckelchen der Öffnung in der Cyste *X* erweist; dieser Deckel wird demnach nicht abgeworfen, sondern tritt in das die Cyste verlassende Plasma über, wo er bis zum Schluss der Fortpflanzung nachgewiesen werden kann. Rings um die Öffnung in der Cyste *X* liegt ein Kranz von 15—30 großen ziegelrothen Klümpchen, die aller Wahrscheinlichkeit nach fettiger Natur sind.

Nach und nach beginnt das Protoplasma in immer größerer Menge aus der Cyste *X* herauszutreten, so dass sich der Inhalt der Cyste langsam von deren Hülle zurückzieht; dabei erweist es sich, dass der sich zusammenziehende Inhalt unter dieser Hülle noch von einer anderen, viel dünneren Hülle umgeben ist.

Infolge dieses Processes nimmt die plasmatische, sich aus der Cyste *X* vorstülpende Kugel immer mehr an Umfang zu und erreicht schließlich die Größe der Cyste *X* (Fig. 27): so entstehen zwei Kugeln, die sich an einer Stelle berühren. Bisweilen verliert jedoch die Cyste *X* ihre runde Gestalt, und die neue Kugel kommt, indem sie gegen die Cyste *X* einen Druck ausübt, in eine große Aushöhlung, die sich in letzterer bildet, zu liegen (Fig. 29). Schon früh wird das sich vorstülpende und anfangs nackte Plasmaklümpchen mit einer dünnen Hülle umgeben, die denn auch die Hülle der Cyste 2. Ordnung darstellt (letztere bezeichnen wir auf Grund ihrer fast zweifellosen Homologie mit der Cyste *A* von *G. lunula* auch hier mit dem Buchstaben *A*). Die Thatsache, dass das Plasma zuerst nackt aus der Cyste *X* heraustritt, wird durch die Lage des Deckelchens innerhalb der sich vorstülpenden plasmatischen Kugel bewiesen; träte das Plasma aus, nachdem es sich mit einer Hülle umgeben hat, so würde das Deckelchen abgestoßen werden oder der Hülle von außen anhaften, nicht aber in die Plasmamasse hereingezogen werden.

Wenn der Austritt des Plasmas aus *X* noch nicht ganz beendet ist, die Cyste *A* jedoch bereits die Größe von *X* erreicht hat, so zieht sich der Inhalt von *A* von der Hülle zurück und bildet einen ovalen Plasmaschlauch mit innerer Höhlung (Fig. 27). Der Sack steht mit dem Inhalt der Cyste *X* durch die obenerwähnte runde Öffnung in Verbindung; hieraus folgt, dass die Hülle der Cyste *A* hier noch nicht zur Bildung gelangt ist. Der Plasmaschlauch weist noch keine Anzeichen von einer Theilung auf, obgleich er schon mehrere (ich unterschied deren 4) hantelförmige Kerne enthält. Den Ursprung dieser Kerne habe ich nicht ermittelt. Es muss überhaupt

hervorgehoben werden, dass alle frühen Stadien in der Bildung der Sporoblasten in der Cyste *A* nur mit großer Mühe verfolgt werden können, indem das Protoplasma um diese Zeit außerordentlich durchsichtig und farblos erscheint, während die bei der Untersuchung der Vermehrung als die wichtigsten Stützpunkte dienenden Kerne fast das gleiche Lichtbrechungsvermögen haben, wie das Plasma.

Der Kern ist längsfaserig, gleich den in der Theilung begriffenen Kernen von *G. lunula*; die Chromatinfäden sind außerordentlich dünn und zart. Die Kerne nehmen sammt dem sie umgebenden durchsichtigen Plasma eine größtenteils randständige Lage ein, während sich in der Mitte des Plasmaschlauchs eine geräumige Höhlung voll Flüssigkeit befindet (Fig. 28). In der äußern Schicht des Plasmaschlauchs liegen viele farblose, ziemlich stark lichtbrechende Körner oder Körperchen (Leucoplasten?).

Bald nach der Bildung des ovalen Plasmaschlauchs hört der Übertritt des Plasmas aus *X* in die Cyste *A* auf; in *X* bleibt hierauf immer noch ein ziemlich beträchtliches Klümpchen von Plasma zurück, das nicht zur Verwendung gekommen ist (Fig. 29). Dieses zeigt eine viel dunklere rosarothe Färbung, als dies beim Beginn des Austritts der Plasmamasse aus der Cyste *X* der Fall ist. Eine solche Verdichtung der Farbe liefert uns den Beweis dafür, dass die färbende Substanz bei ihrem Übertritt in die Cyste *A* nicht etwa (wie man dies hätte voraussetzen können) infolge irgend welcher chemischer Vorgänge farblos wird, sondern einfach in ihrem ganzen Bestande in *X* zurückbleibt, wobei sie die Intensität der Färbung des hier zurückbleibenden Plasmas erhöht; auch die ziegelrothen Klümpchen verbleiben in *X*.

Inzwischen beginnt der Plasmaschlauch der Cyste *A* sich zu theilen; hierauf weist das Auftreten einer den Schlauch quer umfassenden Ringfurche hin (Fig. 28).

Die Zahl der Kerne beträgt augenscheinlich 4, und alle zeigen eine hantelförmige Gestalt. Das Stadium der Theilung des Plasmaschlauchs in 2 Theile habe ich nicht bis zu Ende beobachtet (vielleicht habe ich es versäumt), dagegen später diesen Schlauch bereits in einem Stadium gesehen, wo er in 4 Sporoblasten zerfallen war (Fig. 29). Diese sind oval und anfangs paarweise angeordnet, was für eine ursprüngliche Theilung des Plasmaschlauchs in 2 Theile (nicht aber sofort in 4, wie bei *G. lunula*) spricht. Späterhin erleidet diese Anordnung der Sporoblasten eine Störung. Die Sporoblasten füllen die Höhlung der Cyste *A* nicht vollständig

aus, sondern es bleiben in derselben noch viele freie Zwischenräume übrig.

In jedem Sporoblasten befinden sich 2 hantelförmige Kerne, welche ohne eine bestimmte Regelmäßigkeit angeordnet sind. Von großem Interesse ist das Verhalten der Kerne während der Theilung der Sporoblasten. Die Kerntheilung nimmt hier im Allgemeinen den gleichen Verlauf, wie bei *G. lunula*, allein zwischen den beiden auseinandertretenden Kernen bleibt noch lange Zeit hindurch eine Verbindung in Gestalt einer Brücke oder eines Strangs erhalten, die aus abgesondertem und etwas intensiver färbbarem Plasma besteht (Fig. 29). Die Tochterkerne können zu einer weiteren Theilung schreiten und eine hantelförmige Gestalt annehmen, während zwischen ihren einander zugewandten Polen immer noch eine Plasmabrücke bestehen bleibt. Auch bei der Theilung eines Sporoblasten in 2 neue Sporoblasten niederer Ordnung bleiben die Brücken zwischen den Kernen am längsten erhalten und verhindern ein endgültiges Auseinandertreten der Tochtersporoblasten; bisweilen beobachtete ich, wie 2 Sporoblasten sich bereits vollständig gesondert und eine ovale Gestalt angenommen hatten, wobei die einzige Verbindung zwischen ihnen aus einer Plasmabrücke bestand, welche zwischen einem der Kerne des 1. Sporoblasten und einem der Kerne des 2. ausgespannt ist (Fig. 29). Die bei einer derartigen Theilung der Kerne auftretenden Bilder erinnern sehr an ähnliche Vorgänge bei der Kerntheilung vieler Protozoen, besonders aber an die von Nemilow (16, pag. 357—359, Fig. 4 u. 7) beschriebene Kerntheilung in den Epithelzellen der Harnblase von *Mus*.

Die 4 ersten ovalen Sporoblasten ergeben durch fernere Theilungen zuerst 8, sodann 16 mehr abgerundete Sporoblasten von bedeutend geringerer Größe. Die Theilung geht oft ungleichmäßig vor sich: während einer der Sporoblasten sich bereits getheilt hat, ist bei einem andern eben erst die Ringfurche aufgetreten usw. Infolgedessen treten die 8 oder 16 Sporoblasten nicht gleichzeitig auf, sondern es ergibt sich eine Reihe von dazwischen liegenden Zahlen.

Die weitere Entwicklung verlief in den 3 besonders genau untersuchten Cysten nicht ganz gleichmäßig; dies beruht höchst wahrscheinlich darauf, dass ich die Entwicklung der einen Cyste die ganze Zeit hindurch in etwas comprimirtem Zustande unter dem Deckgläschen beobachtete, d. h. unter sehr anomalen Bedingungen; die Folge dieses Umstandes war eine Unregelmäßigkeit und Hemmung in der Entwicklung. Die beiden andern Cysten entwickelten

sich in kleinen, unter einer Glocke in kaltes Wasser gestellten Aquarien; bei ihnen ging die Entwicklung gleichförmig und viel regelmäßiger vor sich, als in dem ersteren Fall. Auf Grund der letzteren Beobachtungen kann man die obenerwähnten 16 Sporoblasten oder Tochtercysten den 16 sichelförmigen Cysten von *G. lunula* gleichstellen; ich werde sie daher ebenfalls als C_{16} bezeichnen. Der Unterschied zwischen beiden Species besteht darin, dass die Cyste *A* bei *G. roseum* nicht sofort nach der Bildung der C_{16} platzt, sondern noch einige Zeit hindurch erhalten bleibt, bisweilen bis zur Bildung der C^2_{16}, bisweilen aber sogar bis zu C^4_{16}; hierauf platzen fast gleichzeitig die Cyste *A* und die Cysten C_{16}, während die kleinen Gymnodinien herausschwimmen und ihre letzte Theilung, welche C^8_{16} ergibt, bereits im freibeweglichen Zustand beendigen.

Jede Cyste C_{16} ist von einer dünnen, durchsichtigen Hülle umgeben (Fig. 31 u. 33); die Cyste hat eine fast kugelförmige, nur in der einen Richtung leicht ausgezogene Gestalt. An dem einen Pol der Cyste befindet sich eine asymmetrische Verdickung (Fig. 33) oder ein Vorsprung der Hülle, den man mit einem der Hörner der sichelförmigen Cysten von *G. lunula* vergleichen kann. Außerdem erheben sich an der Oberfläche der Cyste 2—4 hohle Vorsprünge, die das Aussehen sich unter der Hülle vordrängender Vacuolen haben. In den Höhlungen der Vorsprünge sieht man kleine Körnchen oder ganze körnige Fäden sich umherbewegen, die schwer zu unterscheiden sind (Fig. 31). An einer der Cysten bemerkte ich, wie sich unmittelbar aus dem Vorsprung ein dünnes, körniges Fädchen nach außen streckte und schwache schwingende Bewegungen ausführte (Fig. 32); sein eines Ende vibrirte frei im Wasser, während das andre in dem Vorsprung verschwand. Seinem Aussehen und seinen Bewegungen nach hatte das Fädchen keine Ähnlichkeit mit einer echten Geißel. Nach einigen Minuten riss es dicht an seiner Basis ab, führte noch einige schwankende Bewegungen aus, wickelte sich sodann zu einem Knäuel auf und zerfloss, eine Erscheinung, welche an das Absterben der Geißeln erinnert. Nach anderthalb Stunden zeigte sich am selben Vorsprung ein neues körniges Fädchen, das nach wenigen Minuten ebenfalls abriss. Die Bedeutung dieser Fäden bleibt unaufgeklärt.

Inzwischen zieht sich der plasmatische Inhalt in den C_{16} von der Hülle zurück, indem er an seiner Peripherie eine Höhlung zurücklässt, und die fernere Theilung wird fortgesetzt. Anfangs enthalten die C_{16} nur einen einzigen hantelförmigen Kern, dessen

Längsachse mit der der Cyste zusammenfällt. Dieser Kern theilt sich, und die Tochterkerne schreiten ihrerseits zur Theilung; ihre Theilungsebene steht jedoch senkrecht zur Ebene der vorhergehenden Theilung. Im Plasma gibt eine seichte Ringfurche lange Zeit hindurch das einzige Merkmal für die vor sich gehende Theilung ab, und erst dann, wenn die Einschnürung der sich theilenden Tochterkerne stark ausgeprägt erscheint, wird der plasmatische Inhalt der Cyste durchschnürt, so dass wir das Stadium C^2_{16} (Fig. 32) erhalten. Die Längsachsen der hantelförmigen Kerne in beiden Theilungsproducten verlaufen einander parallel und liegen in ein und derselben Ebene; allein später werden beide Sporoblasten derart um 90° verlagert, dass die Längsachsen der Kerne sich unter einem rechten Winkel schneiden (Fig. 31); den Längsachsen der Kerne entsprechen auch die der ovalen Sporoblasten. Infolgedessen lagern sich nach der Theilung des plasmatischen Inhalts in 4 Sporoblasten C^4_{16} diese nicht in einer Ebene, sondern in Gestalt eines aus 4 Kugeln bestehenden Tetraëders; durch den Druck des Deckgläschens werden die Sporoblasten jedoch leicht aus ihrer Lage gerückt, und wir erblicken sie dann in einer Ebene angeordnet (Taf. 2 Fig. 33).

Die Theilung, aus welcher sich die C^4_{16} ergeben, verläuft in der gleichen Weise wie alle vorhergehenden, wobei zwischen den auseinandertretenden Tochterkernen stets die oben erwähnte Brücke zu beobachten ist. In einer der C^4_{16} kann man bisweilen noch das Deckelchen der Öffnung in der Cyste X nachweisen; es ist sehr merkwürdig, dass ein anscheinend so überflüssiger und sogar beschwerlicher Ballast so lange in dem Sporoblasten erhalten bleibt.

Schon im Stadium C^4_{16} (in einem Fall, bei verzögerter Entwicklung sogar in C^2_{16}) beobachtete ich die Bildung schwingender Geißeln (Fig. 37), obgleich die Theilung noch nicht beendet war, und jeder Sporoblast einen hantelförmigen Kern enthielt. In diesem Stadium erfolgte, wenigstens bisweilen, das Zerreißen der Cyste A und der Austritt der Cysten C_{16} nach außen. Diese Tochtercysten platzen nach Verlauf eines mehr oder weniger beträchtlichen Zeitraums, bisweilen fast gleichzeitig mit A; gleich nachher treten aus ihnen geißeltragende Gymnodinien C^4_{16} aus und beginnen sich lebhaft im Wasser herumzutummeln (Fig. 34). Die Stelle, wo die Geißel austritt, habe ich nicht feststellen können, indem die C^4_{16} sofort nach dem Auflegen des Deckgläschens ihre Geißel abwarfen und bisweilen sogar schon eine dünne Hülle, die »individuelle Cyste«, abgeschieden hatten.

Die Gymnodinien C_{16}^{1} theilen sich im frei beweglichen Zustand in die definitiven C_{16}^{*} (Fig. 35), deren Kern nicht mehr hantelförmig, sondern rund ist (zum 1. Mal während der ganzen Fortpflanzung). An diesen kleinen Gymnodinien ist die Querfurche deutlich; die eine Körperhälfte (nach der einen Seite der Querfurche) ist voll dunkler Körnchen, die andre bedeutend heller. Eine Längsfurche konnte ich nicht unterscheiden. Diese Gymnodinien bewegen sich lebhaft, augenscheinlich mit einer einzigen Geißel, im Wasser umher und bleiben lange Zeit hindurch am Leben: in den kleinen Aquarien erhielten sie sich 3 Tage. Ich habe sie aber während dieser Periode nicht aufmerksam genug beobachtet und kann daher keine Angaben über die Veränderungen an ihnen machen; bei den weiter unten zu beschreibenden Arten hingegen erhalten sie eine Längsfurche und werden so zu typischen Gymnodinien.

Nach 3 Tagen sanken die kleinen Gymnodinien auf den Boden und starben ab, indem sie sich mit concentrischen Schichten von Schleim umgaben, wie dies von andern Autoren für viele Gymnodinien beschrieben worden ist. Zwei oder drei Mal brachte ich Gymnodinien des Stadiums C_{16}^{*} von zwei verschiedenen Cysten *A* in einen Behälter zusammen, wobei ich erwartete, eine Copulation zu sehen, allein es erfolgte nichts Derartiges. Solche vereinzelte Versuche haben übrigens keinerlei Beweiskraft, und für zahlreichere Experimente besaß ich kein genügendes Material.

Bei der Fortpflanzung von *G. roseum* sind demnach die gleichen Stufen zu verzeichnen wie bei *lunula*: aus einer einzigen Cyste *A* entstehen durch ununterbrochene Theilung 128 kleine Gymnodinien oder, richtiger gesagt, Schwärmsporen, indem diese noch nicht alle Eigenthümlichkeiten des Baues der typischen Gymnodinien besitzen.

Außer den 3 Arten von Cysten, die wir bei *G. lunula* antreffen (der Cyste *A*, den Cysten C_{16} und den individuellen Cysten), finden wir bei *roseum* die große, kugelförmige, dickwandige Cyste *X*, aus welcher *A* durch eine kleine Öffnung nach außen tritt.

Von der Bedeutung dieser Cyste sowie von einigen andern Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung wird weiter unten, nach Besprechung zweier andern, *G. roseum* nahe stehenden Species, die Rede sein.

Gymnodinium affine nov. sp.

Außer den Cysten von *G. roseum* kamen im Planeton, wenn auch viel seltener, sehr ähnlich aussehende Cysten eines andern

Gymnodinium vor. Sie waren annähernd von derselben Größe, besaßen die gleiche runde Öffnung und unterschieden sich nur durch die völlige Farblosigkeit des Inhalts der Cyste *X*. Diese Cysten entwickelten sich schwerer, so dass nur an einem Exemplar die Entwicklung ausführlich beobachtet werden konnte.

Ich weiß nicht, ob dies die Folge einer Unregelmäßigkeit in der Entwicklung war, allein hier bildeten sich in der Cyste *A* nicht 16 achtfache, sondern 32 vierfache Tochtercysten — C^4_{32}. In jeder von diesen lagen 2 in Theilung befindliche Sporoblasten mit hantelförmigen Kernen (Fig. 38). Jeder Sporoblast war, trotzdem die Theilung noch nicht ihr Ende erreicht hatte, bereits mit je einer Geißel (vielleicht sogar mit 2 Geißeln) versehen, die lebhaft hin und her schwangen. Die beiden länglichen Sporoblasten lagen (wie bei den C^4_{16} von *G. roseum*) kreuzweise übereinander unter einem Winkel von 90°. Es ist von Interesse,. dass ich nach einiger Zeit an den Sporoblasten kaum sichtbare gelbliche Flecke und später sogar gleichsam ein zartes Netz von Chromatophoren beobachtete. Das Vorhandensein eines solchen Netzes kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, indem diese Erscheinung nicht deutlich genug zu Tage trat, um jeden Zweifel auszuschließen. Die gelben Flecke waren sicher vorhanden.

Ein anderes Exemplar derselben Art lieferte einen guten Beweis dafür, wie weit die Bildung der Cysten bei den Gymnodinien variiren kann, und wie sehr letztere zur Abscheidung von Hüllen neigen. Bei diesem Individuum sah ich außer zahlreichen vierfachen kleinen Cysten C^4_{32} eine viel größere mit 8 großen Sporoblasten die Cyste *A* verlassen (Fig. 40); jeder Sporoblast musste sich, nach seinen Dimensionen zu urtheilen, noch zweimal theilen und eine Cyste C^4_{32} entstehen lassen. In der großen Cyste mit 8 Sporoblasten lagen zwischen den Sporoblasten an verschiedenen Stellen abgeworfene und aufgerollte Geißeln. Augenscheinlich waren nach der Viertheilung des Inhalts der Cyste *A* 3 der dabei entstandenen Sporoblasten zur Entwicklung gelangt, wie dies auch bei dem vorher besprochenen Exemplar der Fall war, indem ein jeder 8 C^4, d. h. je 8 kleinen vierfachen Cysten (Fig. 38) den Ursprung gab. Der 4. Sporoblast, welcher das Deckelchen von der Öffnung der Cyste *A* enthielt, gerieth aus irgend welchem Grunde (vielleicht infolge der nahen Nachbarschaft und des Drucks der Cyste *A*, mit welcher er in Verbindung stand) in ungünstige Bedingungen, umgab sich mit einer eigenen Hülle und theilte sich weiter in 8 Tochtersporoblasten; diese

gingen, ohne vierfache kleine Cysten zu ergeben, zu Grunde. Derartige, oft durch völlig unerklärliche Ursachen hervorgerufene Variationen in der Entwicklung erschweren die Untersuchung außerordentlich.

Über die Bildung der Cysten mit 4 Sporen ging die Entwicklung bei *G. affine* nicht hinaus.

Gymnodinium parasiticum nov. sp.

Das dritte, den vorhergehenden sehr nahestehende *Gymnodinium* parasitirt in den Eiern eines Copepoden. Die Eier dieser Crustacee sind groß, durchsichtig und an einem großen, grell roth gefärbten Fetttropfen, der stets in ihnen vorhanden ist, leicht zu erkennen. Sie sind von 2 Hüllen umgeben (Fig. 42), einer dünnen, zarten, äußeren und einer mehr resistenten inneren; letztere, welche das Ei eng umschließt, ist von der äußeren durch eine geräumige Höhlung getrennt. Seine Lage in der äußeren Hülle bewahrt das Ei mit Hilfe einer besonderen Suspensionsvorrichtung (Fig. 42*F*). Die Eier, aus denen später nicht, wie gewöhnlich, ein Nauplius, sondern die Cyste eines parasitischen Gymnodiniums hervorgeht, unterscheiden sich von den normalen Eiern durch folgende Merkmale: 1) durch das Vorhandensein einer geräumigen Höhlung im Inhalt des Eies, und 2) dadurch, dass die äußere Hülle mit der inneren nicht nur durch den Suspensionsapparat, sondern auch durch einen stäbchenförmigen Apparat verbunden ist; letzterer spielt beim Austritt des sich encystirenden Gymnodiniums aus dem Ei eine wichtige Rolle. Der Procentsatz der inficirten Eier ist sehr gering, und auch von diesen geht ein großer Theil noch vor der definitiven Bildung der gymnodinialen Formen zu Grunde. Infolge aller dieser Umstände sind meine Beobachtungen über diese interessante Species sehr unvollständig ausgefallen. Es ist mir nur gelungen, Folgendes festzustellen.

In einer Zeit, wo in den normalen Eiern die Entwicklung ungehindert vor sich geht, und die Anlagen der Extremitäten des zukünftigen Nauplius bereits hervorzutreten beginnen, verbleiben die obenerwähnten Eier mit der inneren Höhlung unverändert in demselben Zustand. Nach einiger Zeit verlagert sich das Ei mit seiner inneren Hülle innerhalb der äußeren Hülle aus dem Centrum nach der Peripherie hin, und zwar stets in der Richtung nach dem obenerwähnten stäbchenförmigen Apparat. Wie aus Fig. 44 hervorgeht, besteht dieser aus mehreren Stücken: 1) aus dem abgerundeten

Köpfchen mit einer kleinen inneren Höhlung; 2) dem kurzen, ringförmigen Hals; 3) dem langen, stäbchenförmigen Körper, und 4) dem Endplättchen, das den Apparat an der inneren Eihülle befestigt. Indem nun der Körper dicker, aber auch entsprechend kürzer wird, zieht er das Ei näher an die äußere Hülle heran, bis es letztere berührt. Unmittelbar hierauf tritt da, wo beide Eihüllen sich berühren, die Cyste des parasitischen Gymnodiniums aus. Das weitere Schicksal des stäbchenförmigen Apparats ist mir unbekannt geblieben, jedoch scheint ein Theil davon zur Bildung eines Wulstes zu dienen, der eine in der äußeren und der inneren Hülle auftretende Öffnung umgibt.

Nachdem das Ei dicht an die äußere Hülle herangetreten ist, bemerkt man bald an der Berührungsstelle mit letzterer, wie durch die runde Öffnung ein kugelförmiges Plasmaklümpchen, das allmählich an Größe zunimmt, nach außen tritt; dieses Klümpchen ist dem ersten Stadium der Cyste *A* bei *G. roseum* homolog, das Ei selbst dagegen der Cyste *X*. Der weitere Verlauf ist genau der gleiche, wie bei *G. roseum*. Das austretende Plasmaklümpchen nimmt an Größe zu und umgibt sich mit einer Hülle, mit einem Wort, es kommt zur Bildung einer Cyste *A*; ein kleiner Theil des plasmatischen Inhalts bleibt zusammen mit dem rothen Fetttropfen im Ei zurück und nimmt nicht an der Bildung der Cyste *A* theil. In *A* bilden sich Sporoblasten, deren Theilungen schließlich kleine geißeltragende Schwärmsporen ergeben. Das fernere Schicksal der letzteren ließ sich hier weiter verfolgen als in den früheren Fällen.

Die Cysten mit den Sporoblasten wurden in kleinen Uhrgläschen aufgezogen, die keinerlei andre Gymnodinien enthielten. Die nach außen tretenden Schwärmsporen hatten anfangs das gleiche Aussehen wie bei *G. roseum*, d. h. sie stellten ovale, in der Mitte durch eine Querfurche eingeschnürte, durchsichtige, farblose, mit Kern und Geißel versehene Körperchen dar. Allein einen Tag nach ihrem Austritt aus der Cyste *A* — ich habe dies 3 Mal, und zwar in 3 verschiedenen Uhrgläschen beobachtet — erschienen zwischen den zum Theil zu Grunde gegangenen Sporen typische, sehr kleine Gymnodinien (Fig. 45) mit Längs- und Querfurche; in ihnen konnte man deutlich gelbliches Pigment wahrnehmen.

Zahl und Austrittsstelle der Geißeln ließ sich nicht feststellen, indem die Gymnodinien unter dem Deckglas sofort eine dünne Hülle abschieden und zu Grunde gingen. Alles, was ich bei nicht allzustarker Vergrößerung beobachtete, war, dass die Längsfurchengeißel

hinter dem Körper hervorragte. Die Gymnodinien bewegten sich, wie auch viele andre Peridineen, umher, indem sie sich um ihre Längsachse drehten.

Diese Gymnodinien stammen zweifellos von den oben beschriebenen Schwärmsporen ab. Sie können nicht zufällig hierher gerathen sein 1), weil bis zu der Bildung der Schwärmsporen keine fremden Gymnodinien in den Gläschen vorhanden waren; 2) weil wir es nicht mit einem einzelnen Fall zu thun haben; 3) weil in Dutzenden daneben stehender Gläschen, worin sich *G. lunula*, *roseum* und andere Peridineen entwickelten, nichts Derartiges passirte.

Es gehen hier demnach aus dem inficirten Crustaceenei echte Gymnodinien hervor.

Wir können nunmehr unsere Beobachtungen über die Entwicklung von *G. roseum*, *affine* und *parasiticum* ordnen und miteinander vergleichen; auch *G. lunula* kann hier mit herangezogen werden, dessen Entwicklung in vielen Beziehungen der der drei andern Arten nahe steht. Es treten hierbei mehrere Fragen auf.

Erstens, was stellt die Cyste *X* bei *G. roseum* und *affine* dar? Wir haben gesehen, dass eine solche Cyste bei *parasiticum* nicht auftritt; ihre Stelle nimmt hier die innere Eihülle ein, aus der die Cyste der Gymnodinien *A* unmittelbar austritt. Unwillkürlich drängt sich der Gedanke auf, ob nicht die Cyste *X* bei *roseum* und *affine* ebenfalls die Hülle des Eies irgend eines Thieres darstellt, in dessen Eiern die erwähnten Gymnodinien parasitiren. Mir scheint diese Annahme wohl kaum einem Zweifel zu unterliegen. Dafür sprechen 1) der Entwicklungsgang von *G. parasiticum*; 2) zwei Fälle, wo ich das Heraustreten von einer Cyste *A* ähnlichen Peridineen-Cysten aus den stacheligen Kugeln, welche Lohmann (Ergeb. Plancton-Exp. 4. Bd. N pag. 25) als Copepoden-Eier betrachtet, beobachtete; in diesen Cysten erfolgte genau dieselbe Theilung des Inhalts und Bildung von Sporoblasten, wie bei *G. roseum*; in diesen Fällen wird also die Cyste *X* durch die Eihülle ersetzt; 3) das Auffinden von Copepodeneiern im Plancton, die nach Größe und Aussehen sehr stark an die Cysten *X* von *G. affine* erinnern. Jene Eier unterschieden sich nur dadurch von diesen Cysten, dass eine Höhlung im plasmatischen Inhalt und eine Öffnung mit Deckelchen fehlte, d. h. durch die gleichen Merkmale, welche die normalen Eier mit rothen Fetttropfen von den mit *G. parasiticum* inficirten Eiern trennen.

Es bleibt demnach nur die Entstehung der Cysten *X* bei *G. roseum* völlig unaufgeklärt, da ich im Plancton keine denselben ähnliche Eier gefunden habe; aus Analogie wird man jedoch vermuthen können, dass wir es auch hier mit der gleichen Erscheinung zu thun haben.

Die Cyste *X* repräsentirt also nicht eine eigene Hülle des Gymnodiniums, sondern nur die Hülle des Eies des Thieres, worin das Gymnodinium parasitirt. Für den Austritt des Gymnodiniums nach außen dient bei *G. roseum* und *affine*, wo das Ei nur mit einer einzigen Hülle umgeben ist, eine durch ein Deckelchen verschließbare Öffnung. Bei *G. parasiticum*, das in Eiern mit doppelter Hülle lebt, ist für den gleichen Zweck ein complicirter Apparat vorhanden. Ein Theil dieses Apparats, das Köpfchen, entspricht wahrscheinlich dem Deckelchen der beiden vorhergehenden Arten.

Die zweite Frage ist folgende: warum bleibt ein Theil des plasmatischen Inhalts der Cyste *X* (fahren wir fort, sie der Kürze halber so zu nennen) darin zurück, ohne bei der Bildung der Sporoblasten Verwendung zu finden? Diese Erscheinung wird leicht begreiflich, wenn man den parasitischen Charakter der Gymnodinien anerkennt. In *X* bleibt nämlich nicht ein Theil des Plasmas des Gymnodiniums selbst, sondern ein von letzterem nicht verbrauchter Theil des Wirthskörpers zurück.

Zu Gunsten dieser Auffassung spricht auch das beständige Zurückbleiben des rothen Fetttropfens im Inneren des Crustaceeneies. Beim Ausschlüpfen der Nauplii aus dem Ei wird der Fetttropfen in deren Körper mit nach außen gebracht, beim Austritt der Cyste von *G. parasiticum* aus dem Ei dagegen bleibt er mit einem Theil des Plasmas stets im Ei zurück und zersetzt sich später; den gleichen Charakter haben wahrscheinlich die ziegelrothen Tropfen in der Cyste *X* bei *G. roseum*.

In nahem Zusammenhang mit dem Vorangehenden steht die Frage, in welchem Zustande die Gymnodinien innerhalb der Eier des Wirthes sind. Allem Anschein nach zu dieser Zeit in einem amöboiden Stadium. Dass die Gymnodinien Pseudopodien bilden oder völlig die amöboide Form annehmen, wurde schon öfters beschrieben. ZACHARIAS (35, pag. 142—143) beschrieb die Aufnahme von Nahrung bei *G. palustre* Schill. mit Hilfe von Pseudopodien, die an der Kreuzung der Längs- und Querfurche, d. h. wahrscheinlich aus der Geißelspalte hervortreten. Bei der von POUCHET (21,

pag. 63) als *G. pulvisculus* beschriebenen Species, die an Appendicularien, Salpen und andern Thieren des Planctons parasitirt, tritt ein Theil des Plasmas als dicker Strang unter der Hülle hervor, dringt in den Körper des Wirthes ein und verästelt sich darin dendritisch; dies enorme dendritische Pseudopodium dient offenbar dazu, die Nahrung auszusaugen.

Schilling (26, pag. 201) beschrieb *Gymnodinium hyalinum*, das beim Verschlingen von Chlamydomonaden seine Gestalt sowie die Geißeln ganz verliert, indem es sich in ein richtiges Amöboid verwandelt. Endlich beobachtete Dangeard (9) die gleiche Erscheinung bei *G. vorticella*; hier umgibt sich das Thier bei der Defäcation mit einer Cyste, und darin scheidet das von den »résidus de digestion« befreite Plasma eine 2. Hülle um sich ab.

Augenscheinlich befinden sich die von mir beschriebenen Gymnodinien in den Crustaceeneiern eben in Gestalt einer solchen amöboiden Form; bei der Sporulation treten sie aus den Eiern heraus, umgeben sich mit einer eigenen Hülle, und im Ei bleibt nur der von dem Parasiten nicht verbrauchte Theil der Eizelle zurück. Auffällig ist in dem gegebenen Fall nur der enge Zusammenhang zwischen dem Plasma des Parasiten und dem des Wirthes; zwischen dem Plasma, das die Cyste *A* erfüllt, und dem in der Cyste *X* zurückbleibenden besteht durchaus kein scharfer Unterschied. Ebenso ist es unmöglich, in *X* im 1. Stadium der Bildung von *A* festzustellen, wo das Plasma des Parasiten aufhört und das des Wirthes beginnt. Es ist jedoch entschieden viel richtiger, sich den Parasiten als ein Amöboid vorzustellen, als mit irgend einer bestimmten und unveränderlichen Körpergestalt. In letzterem Fall müsste der Parasit im Ei sichtbar sein, während das als unregelmäßiger Körper im umgebenden Plasma eingeschlossene Amöboid viel eher darin unbemerkt bleiben kann. Für unsere Auffassung spricht auch der Umstand, dass viele Gymnodinien bei der Nahrungsaufnahme eine amöboide Form annehmen; im Stadium einer solchen intensiven Ernährung befindet sich nun eben der Parasit im Ei.

Bis jetzt war unter den Peridineen nur eine einzige parasitische Species bekannt, nämlich *Gymnodinium pulvisculus*, das von Pouchet (21, pag. 63) entdeckt wurde; es ist dies ein Ectoparasit, der einen langen, verästelten, offenbar zum Aussaugen der Nahrung dienenden Fortsatz in den Körper des Wirthes eindringen lässt. Der aus dem Wirthe hervorragende Körper von *pulvisculus* ist von einer Cellulosehülle umgeben, so dass in diesem Stadium der Name

Gymnodinium nicht zutrifft. Die Fortpflanzung erfolgt so, dass der Parasit, nachdem er sich von seinem plasmatischen Stiel abgelöst hat, den Wirth verlässt und als ovales, etwa 170—180 μ langes Körperchen frei umherschwimmt. Dieser ovale Schlauch lässt durch wiederholte Theilung viele (die genaue Zahl wurde nicht festgestellt) kleine Gymnodinien entstehen, welche den Zeichnungen nach den Schwärmsporen von *G. roseum*, *affine* und *parasiticum* außerordentlich ähnlich sehen. Diese Gymnodinien bleiben 1—2 Tage am Leben und gehen sodann zu Grunde[1].

G. pulvisculus stimmt in der Bildung der kleinen Gymnodinien mit den von mir beschriebenen Species überein, unterscheidet sich jedoch dadurch, dass es bei ihm nicht zur Bildung einer gemeinsamen Cyste kommt: der ovale Sack erfährt eine Zweitheilung, und seine beiden Hälften treten auseinander; in der gleichen Weise geht die Theilung sodann weiter.

POUCHET fand bei *G. pulvisculus* nichts, was auf das Vorhandensein eines geschlechtlichen Aktes im Entwicklungscyclus hingewiesen hätte. Auch ich habe in dieser Beziehung keinen Erfolg gehabt, obgleich das Vorkommen einer Copulation oder irgend eines anderen geschlechtlichen Aktes vor der Bildung der Sporoblasten sehr wahrscheinlich ist.

Noch eine andere Erscheinung bei der Entwicklung von *G. affine* und *parasiticum* verdient Beachtung, und zwar das Auftreten von g e l b e m P i g m e n t in den Schwärmsporen und den aus ihnen entstehenden Gymnodinien. Weder im Inhalt der Cyste *A* noch in sämmtlichen Stadien der Sporoblasten bis zur Bildung der C^1_{16} ist auch nur eine Spur von Pigment enthalten; woher kommt es nun in den Sporoblasten C^1_{16} und C^8_{16} zum Vorschein? Zur Beantwortung dieser Frage kann ich einstweilen nur die von SCHÜTT citirte Vermuthung SCHIMPER's anführen, wonach die Leucoplasten (d. h. die farblosen Plastiden, Stoffumsetzungsorgane) Pigment hervorbringen und sich in Chloroplasten verwandeln können.

[1] 1894, d. h. viel später als POUCHET, wenn auch ganz unabhängig davon, beschrieb BARGONI (Ricerche Lab. Anat. Roma Vol. 4 pag. 43—64 Taf. 3, 4) dasselbe Thier, dessen Organisation er jedoch in ganz andrer Weise deutete. Da er die Theilung nicht bis zu Ende verfolgte, so zog er es zu den *Gromia* nahestehenden Rhizopoden und nannte es *Salpicola amylacea*. Die in vielen Punkten mit der Beschreibung meiner Species übereinstimmende Beschreibung von POUCHET widerlegt auf das Deutlichste die irrthümliche Auffassung von BARGONI.

Ferner muss die Auffindung mehrerer Cysten bei *G. affine* und *roseum*, die sich durch gewisse Eigenthümlichkeiten unterscheiden, hervorgehoben werden. In derartigen Cysten ist ein Theil des Plasmas der Cyste X in die sich bildende Cyste A übergetreten, während der übrige Theil sich bereits beträchtlich von der Wand von X zurückgezogen hat (Taf. 2 Fig. 41). Von Interesse ist der Umstand, dass in der Wand von X außer der gewöhnlichen runden Öffnung mit Deckelchen 1 oder 2 enge Kanäle zu bemerken waren; außen auf der Cyste befand sich über einem solchen Kanälchen ein kleines geschrumpftes Klümpchen Plasma, von dem ein immer dünner werdender und schließlich in einen glänzenden Faden übergehender Fortsatz durch das Kanälchen in die Cyste verlief. Dieses Klümpchen hatte das Aussehen bereits abgestorbenen Plasmas; es stellte die in Zerfall begriffenen Überreste irgend eines Organismus oder eines Theiles davon dar. Das Gesammtbild erinnerte an den Austritt vieler Schwärmsporen aus den Cysten oder an das Heraustreten von Amöboiden, ähnlich *Vampyrella*; wenn solche Schwärmsporen beim Verlassen der Cyste zu Grunde gegangen wären, so müsste sich ein dem oben beschriebenen Verhalten ähnliches Bild ergeben haben. In unserem Fall wird man voraussetzen können, dass wir es mit den Überresten von Gymnodinien zu thun haben, die in das Ei eingedrungen sind. Für den Fall eines solchen Eindringens von zwei oder mehr Gymnodinien in das Ei konnte die voraussichtliche Copulation denn auch stattfinden, deren Product, die Zygote, in Gestalt der Cyste A das Ei verlässt.

Vergleicht man endlich die Entwicklung der 3 oben erwähnten parasitischen Species mit der Entwicklung von *G. lunula*, so kommt man zu der Überzeugung, dass sich alle 4 sehr nahe stehen. Der Unterschied zwischen ihnen besteht nur in der größeren Beständigkeit der Bildung und in der charakteristischen Sichelform der Cysten C_{16} bei *G. lunula*. Innerhalb der sichelförmigen Cysten geht die Entwicklung auch hier höchst unregelmäßig vor sich, indem sie von den äußeren Bedingungen außerordentlich abhängig ist. Bei den parasitischen Species erstreckt sich die Unbeständigkeit in der Bildung der Cysten auch auf die Cysten C_{16}: bisweilen kommt es zur regulären Bildung von 16 C^{8}_{16} (die den sichelförmigen Cysten von *G. lunula* entsprechen), bisweilen zu einer solchen von 32 Cysten C^{4}_{32}, während in anderen Fällen bereits im Stadium von 4 Sporoblasten der eine sich absondert und in A eine besondere Cyste bildet (pag. 27), die übrigen dagegen die Cysten C^{8}_{16} ergeben.

Allein trotz aller Unterschiede, trotz aller Unbeständigkeiten bleibt für alle 4 Gymnodinien folgender Entwicklungsgang bestehen:

(X) (bei *G. lunula* nicht vorhanden).
↓
A
↓
$16\ C_{16}$
↓
$16\ C^{8}_{16}$
↓
128 kleine Gymnodinien.

Gymnodinium coeruleum n. sp.

Taf. 2 Fig. 46 u. 47.

Diese sehr interessante Species fand ich in zwei Exemplaren, das eine Mal im Oberflächenplancton, das andere Mal in einer Tiefe von 50 Metern. Die Körperform ist annähernd oval, die Querfurche umfasst den Körper in der Mitte und macht einen einfachen Schraubenumgang. Die Längsfurche ist am hinteren Ende stark erweitert und bildet hier eine tiefe Ausbuchtung. Aus dieser Vertiefung ragt die Längsfurchengeißel hervor; eine Querfurchengeißel habe ich nicht gesehen. Längs des ganzen Körpers ziehen sich parallel zu einander schmale Vertiefungen oder Rinnen hin, zwischen denen dünne Rippen hervorstehen. Zu beiden Seiten jeder Rippe liegen unter der Oberfläche des Körpers Reihen ovaler Plättchen von kornblumenblauer Farbe. Nach Aussehen und Lage entsprechen diese Plättchen den Chromatophoren der übrigen Peridineen. Beim Absterben des Thieres (was unter dem Deckgläschen schon nach etwa 5 Minuten erfolgt) verlieren die Plättchen rasch ihre Färbung und werden schließlich fast ganz farblos. Dabei ziehen sie sich (was wiederum charakteristisch für typische Chromatophoren ist) zu einem runden blauen Klümpchen zusammen.

Das Auffinden dieser blauen Chromatophoren ist nicht nur aus dem Grunde von Interesse, weil bisher bei den Peridineen nichts Derartiges beobachtet worden ist, sondern auch weil hier zum 1. Mal bei Pflanzen, zu denen die Peridineen von den meisten Autoren gerechnet werden, in typischen plasmatischen Gebilden die Gegenwart von blauem Pigment constatirt worden ist. Im Allgemeinen findet sich, soweit bis jetzt bekannt, der blaue Farbstoff bei den Pflanzen nur im Zellsaft, in den Vacuolen. Vor zwei Jahren fand Molisch (15) in Triest auf *Pinna nobilis* eine Diatomee, deren Körperenden himmelblau gefärbt waren; jedoch gelang es ihm nicht fest-

zustellen, in welchem Zustande sich das blaue Pigment in diesem Falle befand. Dieselbe Diatomee ist bereits viel früher von LANKESTER (13) beschrieben und *Navicula ostrearia* benannt worden. Nach der Meinung von LANKESTER trifft man das hellblaue Pigment, das »Marennin«, nicht in den Vacuolen, sondern im Plasma der obigen Diatomee an. Bei *G. coeruleum* lässt sich der blaue Farbstoff entschieden im Plasma des Thieres nachweisen, ja selbst in dessen Plastiden, nämlich in den Chromatophoren. Leider war es mir aus Mangel an Material nicht möglich, irgend welche Untersuchungen über das chemische Verhalten dieser Plättchen anzustellen.

Im hinteren Körperabschnitt liegt ein großer Kern mit mehreren größeren Binnenkörpern und feinfaserigen Chromatinelementen, die unregelmäßig miteinander verflochten sind. Im vorderen Abschnitt des Körpers befinden sich bei dem einen Exemplar 1, beim andern 2 gelblichgrüne große Klümpchen, die Nahrungsballen.

Es ist von Interesse, dass sich bei beiden Exemplaren vor dem Tode genau an der Kreuzungsstelle beider Furchen, d. h. da wo sich die Geißelspalte befindet, eine sehr große Vorstülpung mit einer trichterartigen Vertiefung in der Mitte bildete. Diese Vorstülpung stellt offenbar einen durch die Geißelspalte nach außen getretenen Theil des Protoplasmas dar. Ein derartiges Heraustreten eines beträchtlichen Plasmaklumpens zeigt, dass die Geißelspalte hier recht weit oder doch wenigstens dehnbar ist; hierdurch wird uns wiederum das Vorhandensein großer Nahrungsballen im Innern von *G. coeruleum* wie auch anderer Gymnodinien begreiflich gemacht.

Pouchetia armata nov. sp.

Diese neue Art habe ich mehrere Male in sehr großer Anzahl im Oberflächenplancton angetroffen. Ihre hauptsächlichsten Merkmale bestehen in Folgendem. Die Längs- und Querfurche sind stark entwickelt. Letztere beschreibt $1^1/_2$ Windungen um den Körper, wobei sie vorn rechts von der Längsfurche beginnt und wiederum in diese links, fast ganz hinten mündet. Die Längsfurche beschreibt eine starke S-förmige Krümmung; am hinteren Ende unterhalb der hinteren Erhöhung entspringt die Längsfurchengeißel (Fig. 48). Die Querfurchengeißel geht vom vorderen Ende der Querfurche aus und liegt ganz in dieser.

In dem nackten Körper des Thieres befinden sich folgende Einschlüsse: 1) ein großer langer Kern, mit dicken, parallel zur Längsachse angeordneten Chromatinfäden; er liegt asymmetrisch, näher

der einen Körperseite des Thieres als der andern; 2) das Stigma, bestehend aus einer wohlentwickelten keulenförmigen Linse (was die Einreihung dieses Thieres in die Gattung *Pouchetia* Schütt verlangt), welche ihrem geschichteten Bau nach an ein Stärkekorn erinnert, und einem Haufen schwarzen Pigments an deren Basis; das Stigma liegt ganz hinten; 3) Chromatophoren in Gestalt unregelmäßiger gelber Plättchen, die sich beim Absterben zu größeren oder kleineren Kügelchen zusammenziehen. In Zusammenhang mit den Chromatophoren stehen auch schwarze Körnchen, die in Längsreihen angeordnet sind, beim Schrumpfen der Chromatophoren diesen folgen und sich an der Peripherie der Chromatophorenkugeln lagern (Fig. 49). Die Farbe der schwarzen Körnchen ist genau die gleiche, wie beim Pigment des Stigmas. Es ist dies dasselbe Pigment, von welchem POUCHET bei *G. polyphemus* var. *magna* mittheilt: »Il semble parfois que le pigment noir avoisine d'une façon élective les gros grains de diatomine. C'est le même pigment mélanique qui forme l'amas choroïdien.«

Der allerinteressanteste Einschluss besteht indessen 4) aus den Nesselkapseln; diese, deren Zahl 10 oder etwas mehr beträgt, liegen zwischen dem Kern und der Körperwand. Sämmtliche Kapseln convergiren mit ihren zugespitzten Enden gegen das Centrum. Ihr Bau ist annähernd derselbe wie bei *Polykrikos*, wo sie zum 1. Male von BÜTSCHLI beschrieben worden sind (5). Sie bestehen aus einem langen conischen Futteral, worin der spiralförmige Nesselfaden aufgewickelt liegt, und dem ringförmigen Hals, durch den sich die Kapsel während der Entladung umstülpt. Die aus den Kapseln hervorgeschleuderten Fäden sind sehr lang, zwei- oder dreimal länger als der Körper des Thieres. In Glycerin sind die Kapseln viel deutlicher zu sehen als in Damarlack.

Die gegebene Art erhält infolge des Vorhandenseins von Nesselkapseln eine gewisse Bedeutung. Einerseits steht sie durch den Bau des Stigmas, den Verlauf der Furchen, die Anwesenheit zerstreuten Melanins in unmittelbarem Zusammenhang mit *Pouchetia* und kommt auch vielen Vertretern von *Gymnodinium* nahe, d. h. sie ist den echten Diniferen verwandt. Anderseits wird sie durch ein so charakteristisches Merkmal, wie die Nesselkapseln, den Polydiniden genähert, als deren einziger Vertreter bis jetzt *Polykrikos auricularis* bekannt ist. Mit Hilfe der neuen Species wird demnach die Kluft zwischen den beiden Gruppen überbrückt. Die Feststellung einer solchen Brücke wird auch dadurch begünstigt, dass es

mir gelungen ist, ein Exemplar von *Polykrikos* mit 4 Querfurchen und nur 1 Kern aufzufinden; bis jetzt war eine solche solitäre einkernige Species noch nicht beobachtet worden. Es gibt demnach nicht nur unter den Diniferen Species, die den Übergang zu den Polydiniden bilden, sondern auch umgekehrt. Das Auffinden eines einkernigen *Polykrikos* erklärt einigermaßen die Entstehung der segmentirten Polydiniden aus typischen Gymnodiniaceen; es ist sehr wohl möglich — die Entwicklung dieser Organismen ist ja noch so wenig bekannt —, dass der Cyclus von *Polykrikos* nicht nur ein einkerniges Stadium, sondern auch ein Stadium enthält, das nur mit einer Querfurche versehen ist.

Gymnodinium spirale var. obtusum.

Diese Art ist bereits in genügender Weise beschrieben worden, und ich habe nur noch einige Worte über ihre Ernährung und die Theilung im freibeweglichen Zustand hinzuzufügen.

Im Plancton werden ziemlich häufig Individuen angetroffen, die in einer dicken, ihnen aber nicht dicht anliegenden Gallerthülle eingeschlossen sind; diese Hülle ist so durchsichtig, dass man sie nur an den ihr anhaftenden Schmutztheilchen erkennen kann. Solche Exemplare sind dadurch ausgezeichnet, dass in ihrem Körper stets Klümpchen »Schmutz« enthalten sind, die aus verschiedenen organischen Überresten bestehen; es sind dies die Nahrungsballen. Entsprechend der Größe dieser Ballen bemerkt man am Körper des Thieres mehr oder weniger bedeutende Abweichungen von der gewöhnlichen Form, wie sie in Taf. 2 Fig. 51 abgebildet ist.

Bisweilen ist der Ballen nur klein; in diesem Fall verbleibt er in der hinteren Körperhälfte des Thieres, dessen Gestalt sich in keiner Weise von der gewohnten unterscheidet. Wird der Ballen größer, so verbreitet er sich auch nach vorn und erfüllt bei seiner maximalen Entwicklung den gesammten Körper mit Ausnahme eines kleinen Bezirks am vorderen Ende (Fig. 52). Die erste Folge des Auswachsens des Ballens ist die Verlagerung des Kerns. Bei den gewöhnlichen, frei beweglichen Gymnodinien fällt die Längsachse des ovalen Kerns mit der des Körpers zusammen; in derselben Richtung verlaufen auch die Chromatinfäden. Bei Exemplaren mit großen Nahrungsballen wird der Kern so verlagert, dass seine Längsachse senkrecht zu der des Körpers gerichtet ist, und schließlich an das vorderste Ende des Körpers gedrängt, in den Bezirk des

Plasmas, der noch nicht von organischen Überresten erfüllt ist (Fig. 52). Außerdem dehnen die wachsenden Ballen die Körperwand aus, so dass die nächste Veränderung in der Gestalt des Thieres darin besteht, dass die Längsfurche, später auch die Querfurche wegfällt: die Furchen gleichen sich aus und verschwinden endlich fast ganz (Fig. 52). In extremen Fällen stülpt der Ballen sogar die Körperwand stellenweise in Gestalt unregelmäßiger Vorsprünge vor (Fig. 52). Gleichzeitig mit den Furchen verschwinden die Geißeln, doch kann ich nicht sagen, wie das geschieht.

In den meisten Fällen tritt das Gymnodinium, nachdem es unter das Deckglas gebracht wurde, aus seiner Gallerthülle heraus und bewegt sich unregelmäßig stoßweise umher. Sodann zerreißt die Wandung der hinteren Körperhälfte an irgend einer Stelle, der Nahrungsballen tritt nach außen, das stark zusammengeschrumpfte Thier geht nach 2—3 Minuten zu Grunde und zerfällt. Dabei ist zu bemerken, dass 1) stets nur ein Nahrungsballen vorhanden ist (im Gegensatz zu den zahlreichen Ballen von *Polykrikos*), und 2) dass er von einer dünnen gelblichen, hier und da runzligen Hülle umgeben ist, die vom Thier selbst ausgeschieden wird. Bisweilen kann man im Ballen mehrere concentrische Schichten unterscheiden, jede mit eigener Hülle. Die Hülle gab keine Reaction auf Cellulose. In dem Ballen fand ich folgende organische Überreste: Panzer von Diatomeen (augenscheinlich von *Navicula*), Bruchstücke von Radiolarienskeletten, einachsige Nadeln unbekannter Herkunft, endlich einmal einen Haufen nicht ganz verdaute Diatomeen, die häufig im Plancton angetroffen werden und schleimige Massen bilden (Fig. 53).

Der oben beschriebene Austritt der Nahrungsballen kann nicht als normal gelten, indem darauf stets der Tod des Thieres folgte. Nur ein einziges Mal beobachtete ich einen etwas andern Vorgang. Das untersuchte Thier (Fig. 50) enthielt einen ziemlich großen Ballen, der jedoch nicht umfangreich genug war, um das Verschwinden der Furchen und Geißeln hervorzurufen. Die Längsfurche war vor ihrem Kreuzungspunkt mit der Querfurche erweitert und bildete eine umfangreiche Vertiefung. Darin lag der eingezogene Theil der Längsfurchengeißel zusammengerollt, während das freie Ende der Geißel ausgestreckt war und Schwingungen ausführte. Derartige Vertiefungen der Längsfurche habe ich bei gewöhnlichen Individuen ohne Nahrungsballen nie gesehen. Die Querfurchengeißel schlängelte sich in der Querfurche.

Das Thier verließ seine Gallerthülle und bewegte sich langsam mit seinen Geißeln von der Stelle. Nachdem ich es einige Zeit hindurch nicht beachtet hatte und darauf wieder betrachtete, bemerkte ich, dass der Nahrungsballen bereits ausgeschieden war, d. h. dass die Defäcation sich vollzogen hatte. Es war weder ein Riss in der Körperwand, noch Spuren eines solchen (Narben) zu bemerken; das Thier hatte an Umfang etwas abgenommen, der Kern sich der Körpermitte genähert. Das Thier bewegte sich weiter und lebte noch lange Zeit nach der Defäcation, die hier demnach augenscheinlich normal verlaufen war. Offenbar dient für die Ausscheidung des Nahrungsballens hier, wie auch wohl in vielen andern Fällen, die sogenannte Geißelspalte.

Wir haben die Fähigkeit des Protoplasmas, sich an der Geißelspalte weit hervorzustülpen und nach außen zu wenden, bereits kennen gelernt (*G. coeruleum*, pag. 36). Ferner beschrieb DANGEARD (9, pag. 19) bei *vorticella* die Aufnahme von im Verhältnis zu dem Umfang des Gymnodiniums sehr großen Monaden durch die Mund»encoche«; allerdings erfolgt die Defäcation bei *vorticella* nach der Bildung der Cyste und dem Übergang in das amöboide Stadium. BERGH (1, pag. 254–255) beobachtete die Defäcation bei *spirale*, allein er beschreibt sie in ganz unbestimmter Weise; »nur einmal«, sagt er, »habe ich eine sehr deutliche Defäcation gesehen, indem aus dem Vorderende körnige Massen ausgestoßen wurden«.

Man wird demnach einstweilen feststellen können, 1) dass *G. spirale* sich wie ein Thier ernährt, 2) dass sowohl die Aufnahme der Nahrung, wie auch die Defäcation auf Grund aller Angaben durch die Geißelspalte vor sich geht, und 3) dass die Defäcation im freibeweglichen Zustand ohne den Verlust von Geißeln und ohne Übergang in den amöboiden Zustand erfolgen kann, wie dies bei dem von SCHILLING beschriebenen *G. hyalinum* und bei der oben erwähnten *vorticella* der Fall ist. Eine ähnliche Defäcation im freibeweglichen Zustand habe ich bei *Polykrikos* beobachtet; dieser, dessen animale Ernährungsweise schon von vielen Autoren beschrieben worden ist, enthält zahlreiche verschiedenfarbige Nahrungsballen. Ich setzte das Thier in reines Seewasser und beobachtete zweierlei: entweder wurden die Ballen im freibeweglichen Zustand ausgestoßen, wobei der Körper des Thieres ganz von ihnen befreit wurde, oder der Defäcation ging die Bildung einer freien, lockeren, gallertigen Hülle voran. In letzterem Fall drehte sich das Thier in dieser Hülle langsam um seine Längsachse, wobei es Nahrungsballen ausschied, die

in der Hülle verblieben. Ob die Ballen durch die Geißelspalte oder an einer beliebigen Stelle des Körpers nach außen traten, vermag ich nicht anzugeben.

Es muss überhaupt hervorgehoben werden, dass die animale Ernährungsweise bei den Peridineen höchstwahrscheinlich viel mehr verbreitet ist, als bisher angenommen wurde; nach einigen Angaben kommt sie auch bei den panzertragenden Species vor. Ich verfüge nur über wenige eigene Beobachtungen auf diesem Gebiet, allein ich stütze mich hierin außerdem auf die Arbeit von SCHÜTT (31). Dieser untersuchte in seiner ausgezeichneten, leider noch nicht beendeten Monographie die Organisation der Peridineen außerordentlich sorgfältig. Dabei erwähnt er jedoch der animalischen Ernährungsweise nicht und spricht sogar bei solchen Species, wie *G. spirale*, wo sie bereits früher beschrieben worden ist (BERGH 1, pag. 254—255), kein Wort von den Nahrungsballen, indem er die plasmatischen Einschlüsse beschreibt. Sowohl bei *spirale*, als auch bei vielen andern Gymnodinien weist SCHÜTT jedoch in den Erklärungen der Tafeln auf die großen, unregelmäßigen Einschlüsse hin; er bezeichnet sie als »Klumpen« und »gelber Klumpen«. In Bezug auf einige Species, z. B. *spirale*, kann ich direct sagen, dass hier unter dem »Klumpen« ein wahrer Nahrungsballen zu verstehen ist; von andern, mir unbekannten Species kann ich nicht mit Sicherheit das Gleiche behaupten, da die Abbildungen dieser »Klumpen« stark schematisirt sind (SCHÜTT, *Gymnodinium*, Fig. 64_1, 76_1, 83_1, 84_1, 86_1; *Pouchetia*, Fig. 93_3, 97_1). Außer bei den nackten hat SCHÜTT jedoch auch bei vielen gepanzerten Peridineen »Klumpen« gefunden, nämlich bei *Dinophysis*, *Phalacroma*, *Oxytoxum*, *Blepharocysta* (Fig. 7_1, 13_1, 52_1, 61_1 etc.). Er spricht sich nicht darüber aus, ob der Charakter dieser »Klumpen« derselbe ist, wie bei *Gymnodinium*. Zu Gunsten meiner Auffassung, dass nämlich diese »Klumpen« auch hier die Überreste unverdauter Nahrung darstellen, spricht auch die Beobachtung von SCHILLING (26, pag. 206—207) an *Glenodinium edax*: in dieser mit einer deutlichen Hülle umgebenen Species fand er häufig verschluckte Chlamydomonaden.

Wie dem nun auch sein möge, so ist doch jedenfalls wenigstens unter den Gymnodiniaceen die animale Ernährungsweise weit verbreitet.

Was die von mir bei *G. spirale* beobachtete Theilung im freibeweglichen Zustand betrifft, so verdient hier das Verhalten der Geißeln dabei Beachtung, wie ich es an einem der sich theilenden

Individuen festgestellt habe. Bis jetzt war das Schicksal der Geißeln bei der Theilung der Peridineen unaufgeklärt geblieben, und die Ansichten der Autoren gehen in diesem Punkt stark auseinander. So vermuthet PENARD (17, pag. 36) von *Ceratium*, dass die Geißeln während der Theilung verschwinden. BERGH (2, pag. 79) gibt einerseits die Möglichkeit der Rückbildung beider Geißeln des Mutterthieres zu und vermuthet anderseits, dass dem einen Tochterthiere beide Geißeln zukommen können, während sie sich bei dem andern neu bilden. BÜTSCHLI (6, pag. 984) setzt die Neubildung der Geißeln bei der Theilung voraus. LAUTERBORN endlich spricht über *Ceratium hirundinella* folgende Vermuthungen aus: »wie sich die beiden Geißeln bei der Theilung verhalten, lässt sich — besonders bei der Querfurchengeißel — nur schwer genau ermitteln . . . . . . Es scheint mir am wahrscheinlichsten, dass bei der Zelltheilung dem hinteren Individuum die ursprüngliche Längsfurchengeißel (vielleicht auch die Querfurchengeißel) verbleibt, während das vordere dieselben durch Neubildung ersetzt, (14, pag. 185).

Bei dem von mir beobachteten Exemplar (Fig. 54 u. 55) stellte ich mit voller Sicherheit fest, dass bis zum vollständigen Auseinandertreten der Tochterthiere beim hinteren nur eine Längsfurchengeißel vorhanden war, beim vorderen dagegen nur eine Querfurchengeißel. Die eine der beiden Geißeln jeder Tochterzelle stammt demnach von der Mutterzelle ab, während die andere durch Neubildung entsteht. Beide mütterlichen Geißeln sind während der ganzen Theilung in lebhaftem Schwingen begriffen, wodurch sie vielleicht das Auseinandertreten der Tochterzellen begünstigen. Die Theilung geht sehr rasch vor sich und nimmt nur 10 Minuten in Anspruch.

Es bleiben noch einige Worte über den Kern von *G. spirale* zu sagen. Was die Frage betrifft, ob der Kern der Peridineen eine Hülle hat oder nicht, so herrscht hier die gleiche Unbestimmtheit wie über das Schicksal der Geißeln bei der Theilung. Bei *G. spirale* (und ebenso bei *Pouchetia armata*) constatirte ich deutlich eine ziemlich dicke Kernmembran. Durch Druck auf das Deckglas kann man den Kern aus dem Thier heraustreten lassen; durch weiteren Druck werden alle Chromatinfäden des Kerns zerdrückt, die Membran löst sich ab, platzt schließlich an irgend einer Stelle, und der Inhalt des Kerns tritt als Brei aus der Öffnung in der geschrumpften Membran nach außen.

Was den Bau des Kerns betrifft, so möchte ich mich eher

Schütt anschließen, der ihn als faserig oder sogar röhrenförmig ansieht. Einen wabenförmigen Bau, wie ihn Bütschli (7) von vielen Peridineen und Lauterborn (14) von *Ceratium hirundinella* beschreibt, habe ich weder bei *G. spirale* noch bei andern Gymnodiniaceen beobachtet. Die Chromatinelemente haben bei *G. spirale* das Aussehen langer, paralleler Fäden, die in der achromatischen Grundsubstanz liegen. Diese ist beim Auseinandertreten der sich theilenden Kerne da, wo die Brücke zwischen ihnen zerreißt, besonders deutlich.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. 1.

Alle Abbildungen mit Ausnahme der Figg. 42, 43 (Oc. 4 Obj. Reichert Nr. 3) und Fig. 45 (Oc. 4 Obj. Seibert, 4 mm) sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat (Oc. 4 Obj. Reichert Homog. Immersion $^1/_{12}$") angefertigt worden.

Fig. 1—25. *Gymnodinium lunula.*

Fig. 1. Einkernige Cyste *A*. *s*. Säulchen des sich von der Cystenwand zurückziehenden Protoplasmas. Vergr. 425.

Fig. 2. Cyste *A* mit 2 Kernen. Vergr. 425.

Fig. 3. Dasselbe; späteres Stadium der Theilung. *K* 2 hantelförmige Kerne. Vergr. 425.

Fig. 4. Cyste mit 4 Kernen; das Protoplasma ist noch ungetheilt. Vergr. 425.

Fig. 5. Cyste *A* mit 4 C_4 im Beginn der Zweitheilung. *K,* hantelförmiger Kern en face; *K,,* derselbe im Profil. Vergr. 425.

Fig. 1—5 sind nach einer achtfachen Cyste *A* gezeichnet, d. h. einer Cyste, die nicht 16 C^s_{16} sondern 8 C^s_8 ergibt.

Fig. 6. Cyste *A* mit in 4 Theile getheiltem Inhalt, von oben gesehen. Jedes Stück enthält 2 Kerne. Vergr. 425.

Fig. 7. *a—d*. Verschiedene Stadien der Kerntheilung in den Cysten C_8 innerhalb der Cyste *A*. Vergr. 560.

Fig. 8. Bildung der sichelförmigen Cysten C_{16} innerhalb der Cyste *A*, von der nur ein Teil zur Darstellung gelangt ist. *M* Hülle der Cyste *A*; *Str* plasmatische Wandstränge. Vergr. 560.

Fig. 9. Optischer Querschnitt durch eine in Theilung begriffene Cyste C_8, auf dem gleichen Stadium wie in Fig. 8. Der Schnitt verläuft in der Ebene des Kerns. *d* Dorsalseite; *v* Ventralseite. Vergr. 560.

Fig. 10. Eine sichelförmige Cyste C_{16}, sofort nach ihrem Austritt aus der Cyste *A*. Vergr. 560.

Fig. 11. Weitere Veränderungen an derselben sichelförmigen Cyste. *Incl.* vacuolenartiger Einschluss. Vergr. 560.

Fig. 12. Dasselbe; ein späteres Stadium. *Incl.* vacuolenartiger Einschluss. Vergr. 560.

Fig. 13. Zweitheilung des Plasmaschlauchs in C_{16}. Vergr. 560.

Fig. 14. Theilung des Plasmaschlauchs einer C_{16} in 3 Theile; in einem dieser Theile ein ruhender Kern. *G* Geißelförmige Fäden. Vergr. 560.

Fig. 15. Theilung des Plasmaschlauchs einer C_{16} in 4 Theile. *Incl.* vacuolenartiger Einschluss. Vergr. 560.

Fig. 16. Theil eines Netzwerks aus plättchenförmigen Chromatophoren, nach demselben Exemplar gezeichnet wie Fig. 15. Vergr. 560.

Fig. 17. Dasselbe Exemplar; Netzwerk der rosenkranzförmigen körnigen Fäden, welche an seiner Oberfläche oscilliren. Vergr. 560.

Fig. 18. Bildung eines einzigen großen Gymnodiniums in einer sichelförmigen Cyste; die Querfurche beginnt sich zu bilden. Vergr. 560.

Fig. 19. Dasselbe; späteres Stadium. Vergr. 560.

Fig. 20. Völlig ausgebildetes einziges Gymnodinium in einer sichelförmigen Cyste. Vergr. 560.

Fig. 21. Sichelförmige Cyste mit 2 Gymnodinien. Vergr. 560.

Fig. 22. Sichelförmige Cyste mit 3 Gymnodinien. Vergr. 560.

Fig. 23. Sichelförmige Cyste mit 8 Gymnodinien. Vergr. 560.

Fig. 24. Geschrumpfte sichelförmige Cyste mit 4 individuellen Cysten darin. Vergr. 560.

Fig. 25. Einzelne individuelle Cyste; es sind Spuren der Längs- und Querfurche zu bemerken. Vergr. 560.

Taf. 2.

Fig. 26—37. *Gymnodinium roseum.*

Fig. 26. Cyste X mit Anlage der Cyste A; D Deckelchen; *Oe* Öffnung der Cyste X; *Tr* ziegelrothe Tropfen. Vergr. 425.

Fig. 27. Cyste A mit 4 hantelförmigen Kernen, nach ihrem Austritt aus der Cyste X; M Hülle der Cyste A. Vergr. 425.

Fig. 28. Der Inhalt der Cyste A theilt sich in 2 Sporoblasten; die Kerne liegen in den wandständigen Plasmaanhäufungen. Die Cyste X hat sich zusammengezogen. Vergr. 425.

Fig. 29. Cyste A mit 4 Sporoblasten. Vergr. 425.

Fig. 30. Cyste A mit vielen Sporoblasten. Vergr. 425.

Fig. 31. Cyste C_{16} mit 2 ovalen, unter einem Winkel von 90° zu einander liegenden Sporoblasten. Vergr. 850.

Fig. 32. Dasselbe; von 2 Vorsprüngen der Hülle gehen die geißelförmigen körnigen Fäden aus. Vergr. 850.

Fig. 33. Cyste C_{16} mit 4 Sporoblasten in Zweitheilung. Vergr. 850.

Fig. 34. Sporoblast C^4_{16}, in Zweitheilung begriffen. Vergr. 850.

Fig. 35. Schwärmspore C^8_{16}. Vergr. 850.

Fig. 36. *a—b*. Zwei fixirte Sporoblasten C^4_{16}; ihre Kerne haben sich bereits getheilt. Vergr. 850.

Fig. 37. Sporoblast, der infolge gehemmter Entwicklung vor der Zeit eine Geißel gebildet hat. Vergr. 850.

Fig. 38—41. *Gymnodinium affine.*

Fig. 38. Vierfache kleine Cyste C^4_{32} mit 2 Sporoblasten in Theilung. Die Geißeln sind bereits gebildet. Vergr. 850.

Fig. 39. Dasselbe. Vergr. 850.

Fig. 40. Anomale Cyste C_4 mit 8 Sporoblasten darin, von denen jeder eine vierfache kleine Cyste C^4_{32} ergeben muss. G abgestorbene aufgerollte Geißeln. Vergr. 425.

Fig. 41. Cyste *X* mit der heraustretenden Cyste *A*. *Z* Spuren der in die Cyste eingedrungenen Gymnodinien? Vergr. 425.

Fig. 42—45. *Gymnodinium parasiticum.*

Fig. 42. Crustaceenei, von einem Gymnodinium befallen. *F* Suspensionsfäden; *H* Höhle in dem Eiinhalt; *M* innere, M_1 äußere Hülle des Eies; *St* stäbchenförmiger Apparat; *Tr* rother Fetttropfen. Vergr. 50.

Fig. 43. Crustaceenei, aus dem eine Cyste *A* heraustritt; *A* Cyste *A*. Vergr. 50.

Fig. 44. Stäbchenförmiger Apparat. *K* Köpfchen; *H* Hals; *R* Körper; *E* Endplättchen. Vergr. 425.

Fig. 45. *a—c*. Aus einer Cyste von *G. parasiticum* stammende Gymnodinien. Vergr. 500.

Fig. 46—47. *Gymnodinium coeruleum.*

Fig. 46. Lebendes Thier. *N* Nahrungsballen. Vergr. 425.

Fig. 47. Dasselbe, fixirt. *N* Nahrungsballen; *K* Kern mit einigen Binnenkörpern. Vergr. 425.

Fig. 48—49. *Pouchetia armata.*

Fig. 48. Während des Lebens gezeichnetes Exemplar. *L* Linse; *Lf* Längsfurche; *Nk* Nesselkapsel; *P* Pigmentanhäufung; *Qf* Querfurche. Vergr. 850.

Fig. 49. Geschrumpfte Chromatophoren mit anliegenden Körnern schwarzen Pigments. Vergr. 850.

Fig. 50—56. *Gymnodinium spirale* var. *obtusum.*

Fig. 50. Exemplar mit großem Nahrungsballen. Vergr. 425.

Fig. 51. Dasselbe Exemplar nach der Defäcation. Vergr. 425.

Fig. 52. Exemplar mit ungeheurem Nahrungsballen, der sich hier und da durch die Körperwand vorstülpt. Vergr. 425.

Fig. 53. Exemplar mit aufgenommenen Algen. Vergr. 425.

Fig. 54. Theilung von *G. obtusum*. Vergr. 425.

Fig. 55. Dasselbe; späteres Stadium. Vergr. 425.

Fig. 56. Exemplar in Theilung, mit Sublimat fixirt; Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Vergr. 425.

Osservazioni sullo sviluppo embrionale e larvale del Saccocirrus papillocercus Bobr.

pel

Dott. **Umberto Pierantoni**
Libero docente di Zoologia ed Anatomia comparata nella R. Università di Napoli.

Colle tavole 3 e 4.

Sommario.

1. Introduzione.

Le osservazioni contenute nel presente lavoro furono compiute nella Stazione Zoologica di Napoli durante gli ultimi mesi dello scorso anno ed i primi dell' anno corrente. In questo lavoro mi propongo di esporre quanto mi è riuscito di osservare intorno alla embriologia del *Saccocirrus papillocercus* Bobr. mediante la produzione sperimentale di forme embrionali e di larve. Per quel che riguarda i primi stadii dello sviluppo non ho avuto la intenzione di fare un lavoro di genealogia cellulare, quale essa si intende secondo gli studî fatti sugli anellidi stessi e su altri animali in questi ultimi anni, nè uno studio completo dell' organogenia; per far ciò sarebbero stati necessarii, come è noto, tempo e materiale abbondantissimi. Mi limiterò quindi alla esposizione dei fatti quali ho potuto ricavarli dalle osservazioni sul materiale vivente, sui preparati *in toto* e sulle sezioni.

L'animale che ho preso in esame, per le sue volute affinità con gli Archianellidi, ha assunto negli ultimi anni una singolare importanza[1]; l'assenza completa di cognizioni sul suo sviluppo mi ha indotto a proseguire le osservazioni che avevo incominciato lo scorso

[1] Moderni trattatisti ne hanno fatto un ordine a sè col nome di Protochaeta. Vedi infatti: Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie, Marburg 1905 pag. 364.

anno, malgrado gli impegni presi nel frattempo con la Stazione Zoologica per il compimento di altro lavoro; e per non venir meno a questi impegni ho stabilito di pubblicare il risultato delle osservazioni fin' ora compiute, pur essendo convinto che, continuando lo studio nel nuovo periodo di maturità sessuale del *Saccocirrus*, che rincomincerà fra alcuni mesi, non mi sarebbe stato difficile di procurarmi del nuovo, e forse più abbondante materiale per una trattazione più estesa dell' argomento.

Chiudo pertanto questa serie di osservazioni non del tutto alieno dal proposito di riprenderle in un tempo non molto lontano.

2. Rinvenimento del materiale. Biologia.

Durante i mesi di decembre, gennaio e febbraio, in quella sabbia che si rinviene a due o tre metri di profondità lungo le coste del nostro golfo presso il Palazzo donn' Anna od in contrada Cenito presso Posillipo, nella quale vi sono anche gli *Amphioxus*, accade assai spesso di trovare un gran numero di *Saccocirrus* di colore bianco verdastro e di dimensioni piuttosto piccole (non oltre 30 mm.). Fra questi alcuni individui si distinguono pel colore assai più chiaro e quasi lattescente del loro corpo, e perchè alquanto ingrossati, specialmente nella parte media e posteriore del loro corpo. Un simile diverso aspetto del corpo di questi individui, purtroppo assai poco frequenti fra gli innumerevoli esemplari che possono rinvenirsi talora anche in poca sabbia, è dovuto al fatto che essi sono delle femmine sessualmente mature, ripiene di uova, e che queste uova sono poco trasparenti; esse riempiono, nei segmenti in cui si formano a spese delle cellule peritoneali dei setti intersegmentali, l' intero spazio della cavità celomatica di ciascun segmento, lasciato libero dagli organi che sono in questa contenuti (intestino, nefridii, ovidutti, spermateche). Altri individui meno ingrossati e meno lattescenti si rinvengono invece ripieni di spermatozoi, i quali hanno forma di lunghi filamenti riuniti in fitte matasse semitrasparenti.

Lo scarso numero di femmine mature e ripiene di uova è compensato dal grande numero di uova che si rinviene in ciascuna di esse, e, per uno studio embriologico, dalla facilità di ottenere uova fecondate anche da una sola femmina, sia attendendo la deposizione delle uova, sia provocandola artificialmente. È noto infatti che le femmine di questi animali sono provviste di spermateche; ora poichè queste si rinvengono in esemplari sessualmente maturi sempre ricolme di spermatozoi, è evidente come anche una sola femmina

matura possa dare tutto quel che occorre per ottenere uova fecondate.

Per procurarmi il materiale non mi occupavo perciò di altro che di ricercare queste femmine mature, di cui spesso trovavo una sola dopo ore di ricerca; le osservavo al microscopio sotto lieve pressione per assicurarmi della presenza delle uova e poi le ponevo in vaschette per attenderne la deposizione; questa avveniva per solito di mattina, assai per tempo, per effetto delle incessanti contrazioni del corpo dell' animale, e la fecondazione avea luogo immediatamente all' esterno liberamente nell' acqua, per opera degli spermatozoi venuti fuori dalle spermateche a causa delle stesse contrazioni dei muscoli della parete del corpo. Le uova emesse e fecondate rimanevano sparse sul fondo della vaschetta senza esser raccolte in un nidamento.

Ma un materiale embriologico ugualmente buono potevo procurarmi anche senza attendere la emissione delle uova per le vie naturali, dirompendo a mezzo di un ago in minuti pezzi una femmina matura sopra una portaoggetti, in una goccia d' acqua marina, agitando il tutto con un ago e lasciando in riposo per pochi minuti. Le uova venute fuori così artificialmente insieme con gli spermatozoi delle spermateche non tardavano ad essere fecondate, e messe pur a mezzo di una pipetta sul fondo di una vaschetta ripiena d' acqua, compivano regolarmente il loro sviluppo, come le altre emesse senza speciali stimoli dall' animale.

Come ho accennato, la emissione naturale delle uova, che ottenni peraltro assai di rado, avveniva nelle ore del mattino, ed allora ne seguiva la fecondazione immediatamente, come immediatamente avveniva anche quando provocavo la emissione durante la giornata. Tutte le volte però che tentai di compiere tale operazione nelle ore della sera, per ottenere nella giornata successiva opportuni stadii embrionali, m' ebbi la delusione di trovare il giorno seguente le uova così indietro nello sviluppo da farmi ritenere che la fecondazione fosse avvenuta una o due ore prima, ugualmente nelle ore mattutine.

Fu già notato da vari autori che la deposizione delle uova avviene di solito in ore determinate nelle diverse specie. Le mie osservazioni, confermando tale affermazione, mettono in evidenza come ciò valga non solo per la deposizione ma anche per la fecondazione, indipendentemente da quella. Io non credo che in ciò possa influire la luce, giacchè in ambiente oscuro e nelle ore antimeridiane la fecondazione riesce ugualmente.

3. Metodi di ricerca.

a) Uova.—Per lo studio delle uova possono ottenersi buoni risultati servendosi tanto della osservazione sul vivo, quanto delle preparazioni *in toto* e dei tagli sottili. L' osservazione sul vivo venne da me fatta ponendo le uova sotto un copriogggetti sostenuto da sottilissimi pezzetti di vetro filato. Tenendo sollevato il vetrino da un sol lato si ha il vantaggio di avere più uova sulla stessa linea, quando esse vi vengono introdotte con acqua a mezzo di una sottile pipetta: vantaggio non disprezzabile quando le uova, come nel primo caso, per la loro estrema piccolezza possono esser assai difficilmente portate nel campo del microscopio. Esse rotolano così anche più facilmente con lo spostamento del vetrino.

Buoni preparati in toto di uova intere e segmentate ottenni fissandole con liquido di Rabl o di Perényi per un mezz' ora, lasciandole poi due o tre giorni in alcool a 70% e colorandole debolmente in ematossilina di Delafield molto diluita con acqua distillata, ovvero intensamente nello stesso colorante non diluito, decolorandole poi con alcool assai leggermente acidulato con acido cloridrico. Questa seconda maniera, quantunque di meno sicura riuscita, dà preparazioni di maggiore effetto, acquistando maggiore risalto i nuclei ed i limiti cellulari in confronto della massa vitellina dei blastomeri. Rischiaravo con olio di garofano e montavo nello stesso olio misto a balsamo del Canadà, tenendo sollevato il copriogetti con listerelle di carta, preferibili al vetro filato perchè più difficilmente sfuggono nei movimenti del vetrino.

Pei tagli mi sono servito degli stessi liquidi fissatori, con preferenza del sublimato picrico, colorando *in toto* con emallume di Mayer od emacalcio ed includendo in paraffina nello stesso recipiente in cui era avvenuta l' evaporazione del toluolo e la impregnazione, a fine di evitare dispersione di materiale nel cambio dei recipienti e per avere le uova alla superficie del blocco di paraffina: altrimenti per la loro estrema piccolezza e per l' opacità di questa sarebbe stato impossibile ritrovarle.

b) Larve.—Per le larve vanno in generale gli stessi metodi usati per le uova. Tuttavia per preparati *in toto* alla ematossilina di Delafield è preferibile il picrocarminio, sia in debole colorazione mercè soluzioni diluite, sia con colorazione profonda e successiva decolorazione con alcool acidulato. Per rischiarare può ser-

vire il creosoto, adoperato immediatamente dopo l'alcool acidulato a 90%, la qual cosa risparmia alcuni passaggi di liquidi, e quindi inevitabili dispersioni delle piccolissime larve.

Per il disegno con la camera lucida, sia delle uova in segmentazione che delle larve, dovendosi questo fare a forte ingrandimento (immersione $^1/_{15}$ KORISTKA e oculare compens. 4) è assai utile servirsi, come consiglia il MEAD, di carta nera con lapis bianco. Io però, per conseguire lo stesso vantaggio di avere immagini assai chiare ottenendo tuttavia disegni diretti sulla carta bianca, mi son servito della carta copiativa nera, calcando l' immagine a mezzo di una punta molto acuminata, la quale lasciando una traccia assai netta anche sulla carta copiativa, mi dava tratti sottili e nozione esatta delle parti già eseguite del disegno. La carta copiativa deve essere ben distesa ed assicurata sul foglio su cui dovrà ottenersi il disegno.

4. L'uovo, la maturazione e la fecondazione.

Le uova che si rinvengono in ciascun segmento di una femmina sessualmente matura sono spesso in numero assai notevole (non di rado 30 e più) e ne riempiono lateralmente e dorsalmente tutta la cavità, comprimendosi l' uno con l' altro. Ciò determina delle alterazioni di forma per cui l' uovo tratto dal corpo o appena deposto non è sferico nè ovoide, ma si presenta compresso su uno o due lati, ed invaginato in modo da acquistare una forma irregolare (Tav. 3 Fig. 1). Esso conserva questo aspetto se non interviene il processo fecondativo. Ma appena le uova sono state fecondate, il che avviene in pochi minuti, divengono esattamente sferiche.

In tali condizioni le uova hanno 80 o 90 μ di diametro. Il vitello è quasi del tutto opaco e permette con difficoltà di scorgere la vescicola germinativa, ma in sezioni ben riuscite è agevole vedere come questa sia notevolmente grande, trasparente e presenti nel suo interno una grossa macola germinativa provvista a sua volta di granulazioni interne di varia grandezza. Pochi granuli di forma sferulare si accompagnano al nucleolo sparsi lascamente in una sostanza nucleare omogenea, meno colorabile dello stesso vitello (Fig. 4). Quest' ultimo è formato da piccole sferule bianchicce, fittamente riunite fra loro. Una zona più trasparente circonda la vescicola germinativa; in essa ho potuto discernere un corpicciuolo intensamente colorabile (*cs*) pur esso sferico, che credo sia il centro-

soma. Fra le sferule di vitello è intercalata una sostanza contenente granuli più sottili; non vi si vedono le gocciole oleose che sono state descritte in altri anellidi. Essendo il vitello formativo frammisto al nutritivo, e più addensato solo intorno al nucleo, è difficile stabilire l' orientazione dell' uovo prima che sia intervenuto il processo di maturazione.

Le uova estratte dalla cavità del corpo, ed isolate, in modo che non possa avvenire il processo di fecondazione, compiono immediatamente la emissione dei corpuscoli polari, conservando la forma che aveano entro il celoma. Appare alla superficie un primo corpuscolo abbastanza voluminoso (Fig. 1) a cui, di lì a dieci o quindici minuti, ne succede un altro notevolmente più piccolo. Prima che questo sia comparso e si sia ben delineato, il primo si è intanto diviso in due parti disuguali (Fig. 2 e 3). La sostanza cromatica contenuta nei corpuscoli è visibile anche sul vivo per trasparenza, sotto forma di granulazioni più rifrangenti. Come risultato del processo si hanno al polo animale dell' uovo tre corpuscoli polari di grandezza differente, fra cui il più piccolo è uno di quelli risultati dalla divisione del primo globulo polare; ed il più grande è l' ultimo corpuscolo emesso. Nelle Figure 1 a 3 sono rappresentate dal vivo le tre fasi della maturazione. I globuli polari venuti alla superficie dell' uovo divengono in seguito più voluminosi, conservando i rapporti di dimensione, ed i granuli cromatici si raccolgono in sferule più grandi che si rinvengono in numero di una sola o di due durante le ulteriori fasi di sviluppo dell' embrione. Il diametro definitivo che raggiungono è $^1/_8$ di quello dell' intera cellula, pel più grande dei tre, $^1/_{10}$ pel secondo, $^1/_{20}$ pel più piccolo (come nelle Fig. 7 a 12); quest' ultimo però non si rinviene sempre, e non mi è riuscito di avvertire nel suo interno la presenza di sostanza cromatica.

Le cose avvengono un po' diversamente quando lo spermatozoo penetra nell' uovo prima che esso sia maturo. Quando infatti si mettono le uova estratte dalla cavità del corpo immediatamente a contatto con un abbondante numero di spermatozoi, il primo solco di segmentazione appare assai prima che sia trascorso il tempo che è necessario per la emissione del primo corpuscolo polare in condizioni normali, e due globuli appaiono alla superficie appena è avvenuta la prima segmentazione, proprio sul punto di divisione fra i due primi blastomeri, in corrispondenza del polo animale. Nei tagli, di cui uno è disegnato nella Fig. 5, ho osservato che durante

la formazione del primo fuso di segmentazione i due corpuscoli, o per lo meno il materiale cromatico di essi, si trova entro il vitello dell' uovo, non più sotto forma di granulazioni, come si trova nei corpuscoli polari appena emessi, ma in isferule, come nei corpuscoli polari stessi alquanto tempo dopo la loro formazione. Da tali osservazioni sono indotto a concludere che quando lo spermatozoo penetra nell' uovo prima che sia avvenuto il processo di maturazione di esso, il processo stesso viene a modificarsi nel senso che il pronucleo femminile non si porta alla superficie dell' uovo per dividere il suo contenuto cromatico formandovi i globuli polari, ma abbandona la quantità di sostanza cromatica corrispondente ai globuli stessi restando *in situ*; questa sostanza cromatica migra poi da sè verso la periferia per venir fuori in forma di due corpuscoli polari. La loro comparsa alla superficie dell' uovo avviene ad un tempo con la divisione del nucleo di segmentazione, ossia con la prima divisione dell' uovo. La concentrazione della sostanza cromatica nei corpuscoli avviene entro l'uovo. Il risultato del processo per altro non varia, poichè dopo la emissione uno dei due globuli di solito si divide disugualmente, sicchè il numero finale di tre corpuscoli polari resta invariato.

5. Le prime fasi della segmentazione.

L'uovo fecondato, come si è detto, è quasi perfettamente sferico; esso è rivestito da una sottile membrana trasparente. Il nucleo di segmentazione si trova al centro, ed a causa della semiopacità del deutoplasma è visibile sul vivo come una zona più trasparente solo quando l' uovo è leggermente compresso. L' orientazione è tuttavia possibile poichè i corpuscoli polari segnano il polo animale.

Il primo fuso di segmentazione si forma assai presto: messe le uova in presenza di un notevole numero di spermatozoi, mezz' ora dopo già il 75% di esse sono divise in due blastomeri mercè un solco posto in un piano passante per l' asse verticale; i due blastomeri che ne risultano sono perciò uguali; lievi differenze però non di rado si riscontrano nella grandezza di essi, le quali forse non vanno considerate come casi normali. Il fuso di segmentazione assai voluminoso si trova nel piano equatoriale.

In buone sezioni di uova durante la prima segmentazione è

possibile distinguere alla fase di diaster due gruppi di sei cromosomi ciascuno; i cromosomi hanno forma di ansa con decorso lievemente ondulato, e le sei anse si trovano con la curvatura rivolta verso il centro dell' aster. La Fig. 5 rappresenta uno di questi tagli, o, meglio, la combinazione di due o tre tagli consecutivi; in essa si vedono i corpuscoli polari non peranco emessi (*cp*).

Dopo circa un' ora di riposo i nuclei dei due primi blastomeri iniziano nuovamente il processo di mitosi, e si dividono quasi ad un tempo, con solco di segmentazione posto in un piano perpendicolare al primo, in modo che i due nuovi fusi giacciono anch' essi nel piano equatoriale, ma si producono secondo direzioni perpendicolari a quella precedente. Essi sono paralleli fra loro ed al 1° piano di segmentazione. Anche qui ho potuto contare nella piastra equatoriale di ciascuna delle due figure di mitosi il numero di sei cromosomi (Fig. 6) simili a quelli del diaster della fase antecedente (Fig. 5). Si perviene per tal modo ad uno stadio a quattro blastomeri pressocchè uguali; una lieve differenza di grandezza mi è occorso di vedere assai spesso fra i due blastomeri prodottisi in ciascuna di queste due divisioni; le differenze si verificano in senso inverso in modo che l' uovo in questo stadio visto dal polo animale mostra spesso (indicando con lettere consuete pel primo quartetto):

$$AC < BD, \text{ dove } A = C \text{ e } B = D$$

il che può essere altrimenti enunciato dicendo che quando vi è evidente differenza di dimensioni nel primo quartetto i quattro blastomeri sono sempre uguali a due a due secondo le diagonali (Fig. 8).

Dopo un' altra ora di riposo si inizia la terza segmentazione che è compiuta in mezz' ora. Essa ha luogo secondo un piano di divisione perpendicolare ai due precedenti (equatoriale rispetto all' uovo) e porta alla formazione di un secondo quartetto (quartetto superiore o di ectomeri), inclinato sul primo, per chi guardi l' uovo dal polo animale, nel senso delle lancette dell' orologio (direzione dessiotropica sec. LILLIE, od obliqua a sinistra sec. MEAD).

Il quartetto superiore è fatto da blastomeri quasi uguali a quelli del quartetto basale (Fig. 9). È notevole però che le differenze di dimensioni che si notano spesso nella seconda segmentazione persistono dopo la terza, nel senso che A e C danno $1a$ e $1c$ un po' più piccoli, mentre B e D danno $1b$ e $1d$, un po' più grandi; ne risulta che guardando il gruppo delle 8 cellule da uno dei lati

$A = 1d$ e $D = 1a$, dove $A < 1a$ e $D > 1d$;

persiste quindi, anche se si guarda il gruppo lateralmente, il carattere della uguaglianza dei blastomeri secondo le diagonali. La rotazione dessiotropica del 2° sul primo quartetto è più evidente quando il processo di cariocinesi si è compiuto in tutte e quattro le cellule; allora guardando il gruppo dal polo animale si vedono chiaramente i contorni delle cellule del 1° quartetto sporgenti nei punti d' incontro delle cellule del secondo, come è rappresentato nella Fig. 10.

Al compiersi di questa fase è già possibile di discernere una piccola cavità di segmentazione limitata in basso dal punto ove convergono le cellule del quartetto basale, e protraentesi in alto in un piccolo spazio lasciato libero fra gli ectomeri. Le cellule del quartetto superiore non mostrano una notevole differenza pel loro contenuto da quelle del quartetto inferiore, per modo che in questo stadio, quando non si rinvengono con facilità i corpuscoli polari, è difficile la orientazione, a causa della somiglianza che hanno per colore e per dimensioni reciproche le cellule dei due quartetti.

Fino al compimento della quinta ora non si hanno di solito nuove segmentazioni. All' inizio della sesta comincia la divisione del quartetto superiore, con rotazione obliqua a destra (leiotropica).

Si ha così uno stadio a 12 cellule, fra cui si distinguono assai chiaramente un emisfero inferiore di 4 blastomeri fatto dalle quattro cellule originarie del 1° quartetto, ed uno superiore di due ordini di 4 cellule ciascuno ($1a^1$, $1b^1$, $1c^1$, $1d^1$ e $1a^2$, $1b^2$, $1c^2$ e $1d^2$).

La cavità di segmentazione è in questa fase notevolmente accresciuta. Quasi nello stesso tempo le quattro cellule dell' emisfero inferiore danno quattro altri blastomeri, anche questi in senso obliquo a destra (Fig. 13, $2a$, $2b$, $2c$, $2d$). Si passa così ad uno stadio a 16 cellule; quelle prodottesi in questa ultima segmentazione e quelle dell' emisfero superiore sono quasi tutte delle stesse dimensioni, ma le quattro basali restano alquanto più grosse anche nelle fasi successive (Fig. 14) in cui avvengono nuove produzioni di blastomeri dell' emisfero superiore; esse sono assai ben distinte anche per la maggiore opacità del loro vitello. La cavità di segmentazione frattanto coll' accrescersi del numero delle cellule nell' emisfero superiore va diventando sempre più ampia e distinta (Fig. 14 e 15).

Per mancanza di tempo e di materiale non son riuscito a seguire passo per passo la segmentazione oltre lo stadio a 16 cellule. Tuttavia fra i numerosi preparati ho rinvenuto varii stadii di quelli che precedono la formazione dell' embrione nuotante, e fra gli altri costantemente uno di 28 cellule, che ho disegnato nella Fig. 14, ed uno di 48 (Fig. 15).

In questo stadio che è tuttora avvolto dalla membrana vitellina, già si mostra l' accenno di una infossatura posta non nella parte più bassa della larva, ma leggermente spostata verso un lato, che nel prosieguo dello sviluppo si rivela per il lato ventrale. Tuttavia la comparsa di questa infossatura non è costante allo stadio di 48 blastomeri, non di rado appare più tardi, nell' embrione già libero dalla membrana e ciliato.

Anomalie. Quanto è stato detto innanzi sui primi stadii della segmentazione vale pel maggior numero dei casi da me riscontrati, ritengo quindi debba considerarsi come l' andamento normale della segmentazione.

Spesso però accade che uova fecondate si comportano assai diversamente tanto rispetto al tempo quanto rispetto al modo in cui avviene la segmentazione; io considero questi casi come pure anomalie.

Riguardo al tempo le cose si succedono esattamente nella maniera da me indicata a 15° circa di temperatura, in abbondante quantità di acqua. Tutte le volte però che volli assistere alla segmentazione tenendo le uova in piccole quantità di acqua sotto il microscopio (una o due gocce in vetrino incavato) il processo veniva notevolmente rallentato, fino a non poter ottenere lo stadio a 16 cellule se non otto o nove ore dopo che si era delineato il primo solco di segmentazione.

Le variazioni riguardanti il modo di segmentazione, che si producevano anche assai facilmente nello spazio ridotto del cavo del vetrino portaoggetti, riguardavano specialmente alterazioni nella successione delle fasi di divisione, per cui spesso alcuni blastomeri tardavano a dividersi, e si avevano precocemente gruppi di cellule dove avrebbe dovuto trovarsi una cellula sola. Un altro fatto che spesso si produceva in rapporto con l' ambiente e con la quantità di acqua era il distacco dei blastomeri risultanti dalle prime segmentazioni; questo fenomeno spesso incominciava con una semplice esagerazione del primo solco, continuava col delinearsi di uno spazio quadrangolare (specie di cavità di segmentazione precoce) nella

seconda divisione, fra le quattro prime cellule, e terminava col distacco e la dispersione dei blastomeri, isolati od in gruppi incompleti che continuavano a dividersi ancora alcune volte e poi degeneravano. Altre alterazioni si rivelavano con la esagerazione nelle differenze di volume dei blastomeri, anomalia che è in relazione con l' altra della mancata o ritardata divisione di alcuni di essi.

Le anomalie in generale possono quindi considerarsi come esagerazioni del processo, sia nel senso positivo che negativo: esse si compendiano in rallentamenti ed acceleramenti, nonchè in variazioni riguardanti la entità delle segmentazioni (segmentazioni più profonde, più disuguali, determinazione precoce e fuori misura della cavità di segmentazione). Ora se noi consideriamo che queste anomalie si producono più facilmente in ambiente ridotto, dobbiamo concludere che esse sono effetto della minore pressione del liquido circostante e dell' aumento di salsedine per la evaporazione resa assai significante sulla piccola quantità del liquido stesso. La prima causa può influire a mio avviso sul distacco dei blastomeri, la seconda, forse, sulle altre anomalie. Mi propongo tuttavia di ritornare sull' argomento con opportuni studii sperimentali fatti in ambienti acconciamente preparati.

6. Evoluzione dell' embrione nuotante e formazione della larva.

L' embrione perde la membrana involgente ed acquista assai precocemente le ciglia nelle cellule del prototroco primario; non di rado mi è occorso di trovare embrioni sospesi nell' acqua, o muoventisi sul fondo del recipiente in cui erano le uova, appena dieci o undici ore dopo la fecondazione; il loro corpo non contava più di 32 o 40 cellule, e la cavità di segmentazione era ancora alquanto ristretta. Essi, divenuti liberi, hanno forma sferica e movimenti assai lenti, ridotti a spostamenti in senso spirale sul fondo o poco sollevati nel liquido della bacinella. La corona ciliata equatoriale non presenta interruzioni, ma circuisce l' intera sfera a livello della sua massima larghezza. Nella larva appena libera è visibile soltanto questa corona, ma più tardi delle ciglia si notano anche nel punto più alto della sfera (polo animale, Fig. 16 *ca*), ciglia dapprima brevi, che poi, nel proseguimento dello sviluppo, assumono una notevole lunghezza (Fig. 26—28).

Nell' embrione nuotante avviene di solito il processo di gastrulazione. Come ho accennato, in taluni casi mi è accaduto di

vedere assai presto un accenno di blastoporo, ma di solito questo non si determina se non quando l' embrione ha raggiunto un numero assai notevole di cellule (80 a 100). Una piccola invaginazione o fossetta apparsa ventralmente, un po' più su del polo vegetativo (Fig. 19 e 24 *bp*) e lo spostarsi in alto e l' allargarsi, diventando più bassa della cavità di segmentazione è tutto quanto può fare avvertire a prima vista all' esterno l' iniziarsi del processo. In tagli ben riusciti (di cui alcuni sono rappresentati nelle Figure 17—20) ho potuto osservare come le cellule più grandi ed opache che si trovano al polo vegetativo, originatesi dalla lenta divisione dei blastomeri dell' emisfero inferiore, si allungano verso la cavità di segmentazione e poi si moltiplicano per andare a formare la massa endodermica (Fig. 19 e 20 *ent*). Due di queste cellule, facienti parte dello stesso emisfero, ma alquanto più trasparenti, si dividono ad un tempo con mitosi in senso laterale rispetto alla larva, ed in direzione della cavità di segmentazione ai lati della massa endodermica (Fig. 19 *ms*): sono le iniziali mesodermiche, le quali a lor volta moltiplicandosi vanno a formare le strisce mesodermiche.

Queste strisce sono assai ben visibili in uno stadio notevolmente avanzato nello sviluppo dell' embrione nuotante, fra endoderma ed ectoderma (Fig. 20 *ms*), quando la massa endodermica è costituita già da un grandissimo numero di cellule.

La fossetta che è stata indicata nelle figure col nome di blastoporo in realtà sta a rappresentare ad un tempo il blastoporo e la cavità enterica primitiva. Essa scompare presto, appena le cellule invaginatesi incominciano a suddividersi: la cavità enterica secondaria si forma solo assai tardi, per riassorbimento delle cellule centrali della massa endodermica.

Appena la massa endodermica ha assunto notevoli proporzioni, quando cioè l' embrione nuotante ha raggiunto trentacinque o quaranta ore di età, insieme col lento allungamento del corpo, incomincia il cambiamento di colore, dandosi così inizio alla formazione della larva.

Nelle dieci ore successive dal colore bianco lattiginoso l' embrione nuotante passa prima ad un colore giallastro, pel differenziarsi in questo senso della massa enterica, e poi al color verde, che si ha per la comparsa di granuli di questo colore in cellule sparse in tutti i punti del corpo (Fig. 20 *cv*) e specialmente nelle ectodermiche dell' emisfero anteriore e, in seguito, nelle cellule della massa enterica. Il contenuto verde conserva il suo colore anche attraverso

le manipolazioni necessarie per ottenere i tagli. Il protoplasma delle cellule verdi è ripieno di sferule di questo colore. La grande abbondanza che se ne rinviene nella massa endodermica e nei punti dell' ectoderma da questa più distanti, la persistenza di questo colore nelle cellule della parete intestinale, anche nell' adulto, la sua comparsa nelle cellule ectodermiche quando la larva non vive più delle riserve nutritive dell' uovo, son tutti fatti i quali inducono a supporre che queste cellule verdi col loro contenuto rappresentino delle riserve nutritive, le quali si vanno esaurendo coll' accrescersi della larva. Resta solo a spiegare perchè esse non si raccolgano (come di consueto per le riserve nutritive colorate originatesi dal vitello nutritivo) soltanto nell' intestino primitivo, ed è anche strano che possano trovarsi ripiene di queste sostanze le cellule ectodermiche, che di solito si mostrano prive di deutoplasma. Nel caso del *Saccocirrus* però va tenuto presente il fatto, da me notato fin dalla descrizione dei primi stadii della segmentazione, della poca o nessuna differenza di aspetto, e quindi della natura del contenuto, fra le cellule del 2° quartetto (che è quello destinato a dare con le sue successive segmentazioni l' ectoderma) e quelle del 1° che daranno in massima parte l' endoderma (il mesoderma si origina anche da cellule discendenti dal 1° quartetto, ma che si mostrano a tutta prima più trasparenti e quindi sprovviste di deutoplasma, come è detto innanzi).

Nell' embrione nuotante non mi è riuscito di scorgere ciglia vibratili se non nella zona equatoriale ed all' apice.

Non vi ho veduto traccia alcuna delle ciglia nella parte basale, e la corona ciliare posteriore (paratroco) si determina solo più tardi nella larva quando è già formato lo stomodeo e stanno per comparire le macole oculari.

7. Vicende dei corpuscoli polari.

È stato già esposto a pag. 50 il processo di maturazione dell' uovo del *Saccocirrus*, ed è stata descritta la emissione dei corpuscoli polari nel duplice caso della penetrazione precoce dello spermatozoo nell'ovocellula (prima cioè che la maturazione abbia potuto aver luogo), e nel caso normale della penetrazione nell' uovo già maturo; si è visto come il risultato finale nell' un caso e nell' altro sia quello di aversi al polo animale tre sferule di diversa grandezza, fra cui le due più grandi notevolmente voluminose, con

la sostanza cromatica raccolta da prima in varii granuli, poi in una sola massa ed in ultimo nuovamente divisa in due corpicciuoli per ciascuna della due sferule più grandi.

La più piccola di queste sferule, staccatasi da quella di grandezza media, non contiene sostanza cromatica, a quanto mi è riuscito di constatare sia in preparati *in toto* che in sezioni; essa del resto non è di formazione costante, potendo talvolta mancare la divisione del primo corpuscolo dopo la emissione.

La notevole grandezza dei corpuscoli polari, a cui si è fatto cenno innanzi, permette di seguirne con una certa facilità le vicende durante lo sviluppo dell' embrione.

Mentre si succedono le prime fasi della segmentazione dell' uovo i corpuscoli restano al polo animale, leggermente spostati verso la parte ventrale, in fila ed in ordine decrescente di grandezza. Essi conservano tale posizione fino a che il numero dei blastomeri si è accresciuto notevolmente. Nella fase di 48 cellule essi non si vedono più alla superficie dell' embrione. Tale osservazione mi avrebbe fatto concludere per la loro degenerazione precoce, se nei tagli di embrioni giunti sul punto di iniziare il processo di gastrulazione non mi fosse occorso di notare nella cavità di segmentazione due cellule libere, assolutamente indipendenti da quelle della parete, e della massa endodermica in formazione, le quali per le loro dimensioni, in rapporto coll' intero embrione, per la loro configurazione esterna, e pel modo come vi si presentava raccolta in due piccoli masse la cromatina interna, mi diedero fondati sospetti che potessero essere i corpuscoli polari.

Poichè disponevo di un discreto materiale di tagli di embrioni in gastrulazione e di uova in stadii avanzati di segmentazione preparate *in toto*, mi misi ad osservare diligentemente gli uni e le altre, per poter vedere le varie fasi della penetrazione. La ricerca non fu vana poichè non tardai a distinguere in un uovo giunto al numero di 48 blastomeri due sferule già penetrate nello spessore della parete, fra cellula e cellula (Fig. 14), cosa che potei ancora confermare con l' osservazione dei tagli, in cui mi riuscì di vedere i corpuscoli polari l' uno dietro l' altro appena penetrati, in prossimità di un punto dove la parete della blastula si mostrava più sottile, e la cavità di segmentazione slargata a formare un diverticolo (Fig. 18 *cp*).

Questa osservazione rese più chiari altri fatti che avevo osservato nel proseguimento dello sviluppo. Io avevo infatti notato come

nelle piccole larve in cui il blastoporo è già chiaro e la massa enterica è già voluminosa e di color verde opaco, si notavano costantemente in alto, nella cavità del corpo, due sferule di color gialliccio e trasparenti, le quali, da prima ravvicinate, si allontanavano poi per disporsi ai lati (Fig. 25 e 26 *cp*). Dal loro aspetto complessivo, poichè esse si dimostravano quali due vere cellule, io credetti di poterle interpretare come le iniziali mesodermiche, quantunque allo stadio in cui esse si rinvenivano non fosse verosimile che il mesoderma dovesse essere ancora rappresentato da due sole cellule. Tuttavia in una nota preliminare, in cui fra l' altro io mi occupavo del presente argomento[1], diedi loro in una figura appunto questo valore, pur non facendone parola nel testo.

Non potendo supporre che nelle larve esistessero ancora i globuli polari, si era facilmente indotti in tale errore, specialmente considerando che queste cellule erano più grandi delle altre cellule del corpo e delle stesse endodermiche: cosa oramai spiegabile se si pensa che queste avevano subito numerose divisioni, mentre i corpuscoli polari conservavano ancora la grandezza iniziale.

Mettendo quindi in rapporto tutte le osservazioni fatte sui corpuscoli polari potetti accertarne la penetrazione nella cavità di segmentazione e la loro persistenza nella cavità del corpo anche durante lo sviluppo larvale. Il loro decorso è illustrato nelle Figure 16 a 20 e 24 e seg. Nelle Fig. 7—11 si vede la loro posizione rispetto all' uovo in segmentazione durante le prime fasi dello sviluppo. Nella Fig. 14 essi sono sul punto di attraversare la parete della blastula, nella Fig. 16, che rappresenta un embrione nuotante visto dal lato dorsale, essi sono già pervenuti nella cavità; col crescere della massa enterica essi si portano nella parte più alta della cavità del corpo, prima riuniti come nella Fig. 25, poi disgiunti come nella Fig. 26; il taglio di una larva in questo stesso stadio è rappresentato nella Fig. 20 che è la più dimostrativa, perchè permette di riconoscere dal contenuto cromatico i corpuscoli, e dimostra come essi anche in uno stadio relativamente avanzato dello sviluppo non abbiano alcun rapporto con le cellule endo- ed ectodermiche circostanti.

Accertato il fatto della penetrazione dei corpuscoli, sarebbe certo del massimo interesse di poter definire il loro ultimo destino, e l' importanza che essi possono avere in seguito. Le mie osservazioni

[1] Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 17. Bd. 1906 pag. 521.

hanno dimostrato che, trascorso lo stadio dello sviluppo in cui hanno preso l' accennata posizione nella cavità di segmentazione (forse perchè spinte in alto dal propagarsi in essa della massa endodermica), esse non sono più così evidenti, ed in appresso nella cavità stessa invece che un solo paio di cellule se ne rinvengono varie più piccole (Fig. 21, 27 e 29); ma ciò quando il mesoderma, propagatosi in avanti dalle strisce iniziali, è già diviso nei due foglietti (Fig. 21). È verosimile che i globuli polari si dividano in più parti e che queste vengano in seguito eliminate dal celoma insieme coi prodotti di disassimilazione, quando i ricambii nella larva si sono fatti più attivi pel fatto che, esauritosi il vitello nutritivo contenuto nelle cellule dell' ectoderma e dell' endoderma, la larva deve procurarsi dallo esterno l' alimento.

8. Evoluzione della larva.

Per comodo di descrizione ho creduto di distinguere in due periodi lo sviluppo dal momento in che l' embrione diventa libero fino al punto in cui ho potuto seguirne l' evoluzione. Questi due periodi corrispondono a due aspetti totalmente diversi che esso assume successivamente: chiamo embrione nuotante l' embrione dal momento in cui, acquistando le ciglia e liberandosi dalla membrana, si mette a nuotare liberamente, a quello in cui, distintasi la massa endodermica dall' ectoderma ed iniziatasi la formazione del mesoderma, incomincia il differenziamento organico; tale periodo in questo caso termina con l' apparire della colorazione verde in diverse parti del corpo, con la formazione cioè di ciò che io chiamo la larva.

Il primo processo, che è stato descritto nel capitolo 5, come si è visto, dura circa due giorni. La larva appena formata misura 100 μ circa di lunghezza per 90 di larghezza; il suo corpo è lievemente assottigliato nella parte posteriore. La zona equatoriale è fatta da ciglia notevolmente più lunghe di quelle dello embrione appena libero, esse misurano da 25 a 30 μ; all' apice le ciglia sono ancora sparse e rade, ma si sono alquanto accresciute raggiungendo i 45 μ di lunghezza (Fig. 25 *ca*). In questa forma incomincia a delinearsi, in posizione postero-ventrale, sotto la zona ciliata, una piccola infossatura, che è l'accenno dello stomodeo. A questo punto i due corpuscoli polari si trovano ancora nella parte più alta della cavità di segmentazione. Nella Fig. 26 è rappresentata la larva verso la fine del terzo giorno; oltre allo allontanamento delle sfere

polari fra loro, si nota come le ciglia apicali abbiano raggiunto un notevole sviluppo, specialmente quelle mediane che sono diventate lunghe circa 80 o 90 μ.

La Fig. 27 riproduce l' esatta immagine della larva nel 4° giorno d' età. In questa forma è apparsa una corona di ciglia nella parte ove essa si va assottigliando (paratroco, *pa*) e ciglia ancora all'estremo posteriore rivolte in basso; sul finire del quarto giorno ed al cominciare del quinto l' infossatura boccale è divenuta più profonda ed ai lati è limitata da due prominenze che le danno un aspetto triangolare, il quale si accentua ancora di più per una piccola sporgenza che si va determinando in seguito sul margine inferiore, e che si insinua fra le due prominenze laterali, dando alla bocca stessa la forma di un V capovolto (Fig. 27 e 28 *b*).

Fra il quarto ed il quinto giorno compaiono anche le macchie oculari: in posizione latero-anteriore due cellule ectodermiche prive di colorazione verde, mostrano nel loro interno alcuni granuli di un colore giallo aranciato; entro il quinto giorno questi granuli si fanno più numerosi ed acquistano una colorazione più cupa, tendente al giallo mattone. La parte superficiale della cellula pigmentata resta incolore e trasparente. Le due macchie oculari appaiono sempre nello stesso tempo e in punti determinati; tuttavia mi è occorso talora di notare l'apparizione di una macchia oculare in altro punto del corpo, a spese di un' altra cellula ectodermica della parte dorsale, più in dietro delle macchie normali; io considero però questo caso come una semplice anomalia. Con l' apparire delle macchie oculari si nota al di sopra della corona ciliata codale una strozzatura molto evidente da prima nell' intestino, seguita poi da una corrispondente solcatura della parete del corpo. A questo punto l' endoderma non è più una massa compatta, come allo stadio disegnato nella Fig. 20, ma le sue cellule interne disgregandosi hanno costituito una cavità enterica in cui si trova una parte del contenuto vitellino verde delle cellule che si vanno dissolvendo, mentre le cellule più esterne formano una solida parete a più strati di cellule ancora ripiene del vitello verde: gli strati più interni però vanno sempre riducendosi, ed in una larva più sviluppata, quale quella che in un taglio è rappresentata nelle Figure 21 e 22, la parete intestinale è fatta da un unico strato di cellule, ed al disotto di esso si nota ancora un residuo del vitello delle cellule scomparse. Le ciglia apicali più lunghe sono sparite.

Nel settimo giorno di età la larva acquista nuovi interessanti

caratteri (Fig. 30, 31). Le ciglia del ciuffo apicale vanno scomparendo, ed anche le più corte si riducono prima a poche e rade, ed in fine scompaiono del tutto, mentre allo stesso tempo appaiono due ciuffetti di ciglia immobili, al di sopra delle macchie oculari (Fig. 31 *co*). Nell' intestino si va accennando una seconda strozzatura fra la prima e la parte più anteriore di esso, la quale parte anteriore si protrae ai lati del corpo in due lobi (*tle*) e rimane con la porzione posta fra i lobi stessi quasi a contatto con l' invaginatura ectodermica boccale, che diviene sempre più profonda diventando un vero stomodeo. La bocca intanto con l' accrescersi della larva non si trova più dietro la corona equatoriale di ciglia, ma fra le ciglia stesse ed in seguito innanzi ad esse; ciò dipende evidentemente dal lento allungarsi del corpo nella parte posteriore.

Nella zona che intercede fra le due corone ciliate nella faccia ventrale della larva, appare un' altra ciliatura, la quale sembra staccarsi dalla corona equatoriale e procedere verso l' estremo posteriore; le ciglia vibratili più vicine a quella zona infatti rallentano dapprima i loro movimenti, aumentando in lunghezza, e vanno a formare una nuova serie quasi immobile di ciglia più rade e lunghe, fra cui alcune lunghissime (Fig. 30 *ps'*); i moviventi di queste ciglia assai lunghe sono ondulatorii e lenti, a guisa di remi. Alla fine del 7° giorno questa serie di ciglia ventrali è assai ben distinta, essa si trova in posizione corrispondente alla 2ª strozzatura prodottasi nell' intestino.

Nell' ottavo giorno la larva continua il lieve allungamento del suo corpo, la detta serie di ciglia si trova alquanto più indietro, ed alla stessa maniera se ne è staccata dalla zona equatoriale un' altra serie, mentre quelle della prima serie si vanno agglutinando in sei gruppi ventrali che nel loro aspetto complessivo hanno tutta l'apparenza di vere e grosse setole a margine seghettato (Fig. 23 *ps'*, Fig. 32 *ps'*). E tali io le credetti fino a che non ne ebbi accertata l' origine e non mi fui accorto che con la pressione e con le manipolazioni necessarie per fare i tagli quei gruppi si risolvono nei loro elementi costitutivi. Ciò appare chiaramente nei tagli (Fig. 21 e 22 *ps'*), nei quali si vede ancora che essi non sono in corrispondenza di sacchi setigeri, come quelli che generano le vere setole dei chetopodi, ma solo di cellule a nucleo più grande e trasparente, come si rinvengono negli altri punti ove vi sono semplici ciliature. Alcune ciglia non si riuniscono nei gruppi e rimangono libere. A questi gruppi di ciglia agglutinate ho dato il nome di p s e u d o s e t o l e.

Uguale processo subiscono le ciglia della 2ª serie (*ps''*). Per modo che in una larva di dieci o dodici giorni si possono vedere chiaramente, nelle parti latero-ventrali, quattro gruppi di tre pseudosetole ciascuno, due più innanzi, che sono quelli di più recente formazione, e due più indietro (Fig. 34 *ps''* e *ps'*).

Le altre caratteristiche acquistate dalla larva in questo ulteriore suo sviluppo appaiono chiaramente dall' esame delle ultime Figure della Tav. 4 e dalle Figure 21 e 22 che rappresentano dei tagli di larve notevolmente evolute. La seconda serie di pseudosetole segna la formazione di un nuovo segmento, per modo che la parte che si trova dietro la corona viene a trovarsi formata da tre segmenti: il seg. pigidiale determinato dal prototroco, e i due determinati dalle due serie di pseudosetole.

Vedremo in seguito quale valore si debba assegnare a questi primi segmenti larvali, i quali come tali vengono rivelati anche dalle corrispondenti strozzature dell' intestino e della parete del corpo. Anche la parte che sta innanzi alla corona ciliata anteriore accenna in queste ultime forme larvali da me osservate a dividersi in due segmenti, un prostomio ed un segmento boccale, divisi a lor volta da una lieve strozzatura esterna. L' intestino mostra sempre ben delineati i due lobi laterali (*tle*); esso non è ancora in rapporto con lo stomodeo. Nella sua parte posteriore esso è quasi in contatto con la parete del segmento pigidiale, e di lì a poco, insieme con i rapporti anteriori fra esso e lo stomodeo, si determinerà, per riassorbimento del punto di contatto, l' apertura anale. La larva in cui avviene ciò non differisce negli altri caratteri da quella segnata nella Fig. 34.

Nei tagli è possibile vedere il grande sviluppo che ha preso intanto il mesoderma, il quale si trova diviso in due foglietti che lasciano fra loro un piccolo spazio celomatico, più vasto nella regione preorale (Fig. 21 e 25).

Nelle mie culture di larve sia in acqua pura, che in acqua con sabbia, riproducente nel miglior modo possibile l' ambiente naturale in cui vivono gli adulti, non mi è riuscito di ottenere larve più evolute di queste. Può darsi che esse, come avviene in altri anellidi, migrino in altre regioni, in strati più profondi o più superficiali delle acque. Le più accurate ricerche nel plancton raccolto in diverse località sono rimaste infruttuose da prima, e sono state poi rese impossibili per la caduta delle ceneri vesuviane, in seguito alla recente eruzione, le quali hanno portato lo scompiglio fra i

minuscoli animaletti pelagici di superficie, non meno che in quelli della profondità.

9. Note, considerazioni e confronti.

Quantunque le conoscenze sull' anatomia del *Saccocirrus* siano abbastanza progredite, specialmente per opera delle recenti osservazioni del GOODRICH[1], è lecito dire che nulla fino ad ora fu osservato intorno allo sviluppo di questo interessante anellide, potendosi anche non contare le poche ed inesatte notizie date nel 1881 da REPIACHOFF[2] in una breve nota sul *Polygordius* (*Protodrilus*) *flavocapitatus* e sul *Saccocirrus*. Dissi già in una nota preliminare[3] delle inesattezze esposte da questo autore sullo sviluppo del *Protodrilus*; a proposito del *Saccocirrus* egli scrive che crede di aver visto le cellule iniziali mesodermiche nella cavità di segmentazione, e, in nota, che la larva nuotante dopo la invaginazione ha una sola zona di ciglia a cui più tardi se ne aggiungono altre due; finisce col dichiarare di aver fatto osservazioni sull' ulteriore sviluppo del *Saccocirrus*, ma di non voler riferire su di esse non essendogli chiaro il valore di alcune forme larvali, a causa delle frequenti anomalie. Come risulta dalle mie osservazioni, le sole due notizie date dal REPIACHOFF non corrispondono alla realtà, poichè le cellule iniziali mesodermiche non si trovano nella cavità di segmentazione, la larva d' altra parte anche prima del processo di gastrulazione ha la zona ciliata, e una larva con tre zone ciliate non esiste addirittura.

Data l' importanza che ha assunto questo anellide, che viene ora da molti considerato come una forma intermedia fra i policheti e gli archianellidi (Protochaeta sec. GROBBEN) la conoscenza del suo sviluppo e specialmente delle particolarità riguardanti la larva hanno molto interesse anche dal punto di vista filogenetico.

I primi stadii della segmentazione, quali sono stati da me seguiti, sembrano segnare una eccezione al ritmo osservato già da varii autori come costante nelle uova a segmentazione totale

[1] GOODRICH, E., On the structure and affinities of *Saccocirrus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 44 pag. 413.

[2] REPIACHOFF, W., Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus* Uljan. und *Saccocirrus papillocercus* Bobr. in: Z. Anz. 4. Bd. 1881 pag. 518.

[3] PIERANTONI, U., Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 17. Bd. 1906 pag. 515.

di Anellidi e di altri animali, poichè qui verrebbe ad essere alquanto ritardata la segmentazione del quartetto basale corrispondente alla quarta divisione, mentre sarebbe anticipata la divisione che porta alla formazione del 2° quartetto di ectomeri. Ma questa alterazione del ritmo non può essere invocata come una caratteristica importante dello sviluppo del *Saccocirrus*, se si pensa che la successione delle segmentazioni può venire facilmente alterata da speciali condizioni di ambiente, e che, da altra parte, il risultato finale, lo stadio a 16 blastomeri, non viene per questo alterato. Il capitolo sulle anomalie (v. p. 55) dimostra appunto la facilità con cui si producono le alterazioni nel senso del ritardo o della accelerazione di alcune segmentazioni, specialmente in questi primi stadii dello sviluppo.

Le fasi che si succedono durante la evoluzione dell' embrione nuotante, le quali portano alla formazione della larva, mostrano degli importanti fatti caratteristici della ontogenesi del *Saccocirrus*. È notevole la precocità con cui l' embrione passa a vita autonoma per la scomparsa della membrana dell' uovo. Questa membrana non diventa la cuticola della larva, come da qualche autore in altri anellidi è stato affermato, ma cade completamente. In preparati *in toto* è facile vederla in istato di distacco, e non è difficile anche sul vivo vedere al 2° giorno dello sviluppo embrioni non del tutto liberatisene, che nuotando con le loro ciglia semilibere trasportano ancora la membrana tutta dilacerata, aggrinzita e distaccata dal corpo.

La maniera in cui avviene il processo di gastrulazione è a sua volta degno di attenzione. Nel *Saccocirrus* non si nota il processo epibolico osservato in molti anellidi (da WISTINGHAUSEN[1] e WILSON[2] in *Nereis*, da EISIG[3] in *Capitella* e da altri), per cui l' endoderma è formato da poche cellule le quali vengono circondate dall' ectoderma, nè il processo di vera invaginazione (embolia) descritto da HATSCHEK[4] in *Hydroides* (*Eupomatus*), osservato da

[1] WISTINGHAUSEN, C. v., Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychäten. 1. Theil. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd. pag. 41.

[2] WILSON, E. B., The Cell-Lineage of Nereis, a contribution to the cytogeny of the Annelid-Body. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6 pag. 361.

[3] EISIG, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd. pag. 1.

[4] HATSCHEK, B., Entwicklung der Trochophora von *Eupomastus uncinatus* Phil. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. pag. 1.

MEAD[1] in *Lepidonotus* ed in altri anellidi da altri autori; in *Saccocirrus* vi è quasi una forma intermedia di gastrulazione, per cui gli entomeri proliferano all' interno della cavità di segmentazione precocemente formata, mentre gli ectomeri si moltiplicano, e la invaginazione è ridotta quasi a nulla, la cavità enterica primitiva ed il blastoporo essendo rappresentati da una lieve infossatura (Fig. 19 *bp*).

Quanto all' origine del mesoderma, per quello che ho potuto seguire negli stadii a mia disposizione, non pare che lo sviluppo del *Saccocirrus* si opponga a quanto fu dimostrato specialmente in questi ultimi tempi mercè accurati studii sulla embriogenia degli anellidi. Le due cellule più trasparenti che si vedono ai lati della linea mediana, durante il processo di gastrulazione, dividersi ai lati delle cellule facienti parte della massa enterica, sono le due cellule risultanti dalla divisione di un unico blastomero, come è verosimile per la posizione che quelle cellule occupano. Questa unica cellula assai probabilmente deve esser derivata dal quartetto basale.

Le strisce mesodermiche, l' una a destra e l' altra a sinistra della linea mediana, si originano (come è chiaro nella Fig. 20) dalla divisione di quelle cellule iniziali. Il mesoderma si ritrova in stadii più avanzati (Fig. 21 e 22) già diviso in uno strato viscerale, aderente all' endoderma ed uno strato parietale, aderente all' ectoderma. Anche nelle forme più sviluppate delle larve da me osservate non si nota l'accenno di organi derivanti dalle cellule di questi strati.

Un interesse del tutto particolare presenta il *Saccocirrus*, nel suo sviluppo, per le notevoli proporzioni dei corpuscoli polari, i quali possono così essere seguiti nelle loro vicende. Le ricerche embriologiche su tale argomento avevano portato costantemente alla conclusione che essi oltre un certo stadio dello sviluppo andassero disfatti, non essendosene potuto trovar traccia oltre quello stadio. Questa, d' altra parte, era l' ipotesi più logica, dato il loro modo di formazione e dato il loro possibile significato (sia che essi volessero considerarsi come uova abortive o come semplice materiale eliminato per l' equilibrio cromatico dell' uovo fecondato). Un accenno alla penetrazione dei corpuscoli nell' uovo è stato visto del resto da vari embriologi: EISIG[2] fra gli altri, parlando del loro

[1] MEAD, A. D., The early development of marine Annelids. in: Journ. Morph. Boston Vol. 13 pag. 227.

[2] Op. cit. pag. 5.

destino dice che essi »in den Dotter einsinken«; HATSCHEK[1] descrivendo nello sviluppo di *Eupomatus* la scomparsa dei corpuscoli polari così si esprime: »Die Richtungskörper sind verschwunden: dieselben sind entweder zerfallen oder in den Embryo aufgenommen, ich habe keine direkte Beobachtung über ihr Schicksal gemacht.« Che io mi sappia da nessuno fu seguita la penetrazione e la persistenza dei corpuscoli in parola nella cavità di segmentazione, e le loro vicende in essa. È verosimile, del resto, che essi non abbiano nessun ulteriore ufficio nello sviluppo di quegli animali in cui manca una precoce cavità di segmentazione, come avviene in *Capitella*, ed in molti altri Anellidi; ed è facile che uguale maniera di comportarsi come in *Saccocirrus* abbiamo in *Eupomatus*, in cui la cavità di segmentazione esiste già quando spariscono i corpuscoli polari dalla superficie dell' embrione.

Io interpreto le cellule polari pervenute all' interno della cavità di segmentazione, e divisesi poi in essa in molteplici corpuscoli, come corpuscoli celomatici larvali, i quali starebbero ai corpuscoli celomatici secondarii come la cavità di segmentazione sta al celoma. Il loro destino sarebbe quindi quello di degenerare e scomparire dopo aver compiuta la loro funzione in rapporto coi ricambii dell' organismo, come avviene delle cellule celomatiche in genere. Ciò mi è dato concludere sulle mie osservazioni, e ciò è d' accordo col significato delle cellule polari, che, data la loro origine, non sembra probabile possano prender parte all' ulteriore sviluppo dell' animale. Quantunque le recenti osservazioni di SILVESTRI[2] su artropodi dimostrino come talora i corpuscoli polari possano avere anche una parte importante nello sviluppo dell' embrione.

La formazione e l' evoluzione della larva può dar luogo ad altre considerazioni di carattere morfologico: è assai notevole come in *Saccocirrus* l' allungamento della larva e la formazione di veri segmenti larvali preceda la formazione del faringe larvale e del proctodeo. Il qual fatto implica, rispetto agli altri anellidi, un acceleramento del processo di metamerizzazione del corpo, ed un ritardo nel riassorbimento della massa endodermica per la formazione

[1] Op. cit. pag. 8.

[2] SILVESTRI, F., Un nuovo interessantissimo caso di germinogonia in un Imenottero parassita endofago, con particolare destino dei globuli polari e dimorfismo larvale. in: Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 14 2. Sem. pag. 532.

Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. 1. Biologia del *Litomastix truncatellus* Dalm. in: Ann. R. Sc. Sup. Agr. Portici Vol. 6.

della cavità enterica definitiva, dovuto forse al fatto che la massa endodermica è formata da un gran numero di cellule (Fig. 20 *ent*), le quali sono per tale condizione più lentamente assorbite, e che anche l' ectoderma è provvisto di una notevole riserva nutritiva sotto forma delle descritte cellule verdi; condizioni che rendono meno necessario l' uso precoce di un sistema digerente larvale. È pur vero, però, che la larva, nello stadio più avanzato da me descritto, benchè l' accenno di metamerizzazione e la presenza delle pseudosetole le diano un aspetto di larva notevolmente evoluta, non ha che dieci o dodici giorni di età, ed in essa non è incominciato a differenziarsi nessuno dei sistemi organici che pur precocemente soglionsi delineare: infatti non vi è accenno di sistema muscolare, nè di sistema nervoso, nè di sistema escretore, nè si notano nell' ectoderma differenziazioni sensitive o mucose di cellule, salvo le due minute macole pigmentali che appaiono già nel 4° giorno dello sviluppo.

Ad interessanti considerazioni può dar luogo anche la maniera di comparire dei primi segmenti larvali determinati dalle serie ciliari che vanno a costituire le pseudosetole. Queste formazioni caratteristiche, non omologabili alle vere setole, trovano riscontro solo in alcune formazioni di ciglia agglutinate che si vedono di frequente nei protozoi e nei ctenofori, quantunque qui differiscano assai sia per la forma, sia perchè non sono provviste di rapidi movimenti come le membrane ondulanti dei protozoi e le serie pettiformi dei ctenofori, ma solo talora possono avere un lento moto oscillatorio a guisa di remi, o, rivolgendosi a destra ed a manca, servire da timone nelle evoluzioni che fanno le piccole larve nel loro ambiente liquido.

I due segmenti determinati dai quattro gruppi di pseudosetole posti fra la corona ciliare equatoriale e la posteriore (nonchè dai solchi intersegmentali della parete del corpo e dell' intestino), i quali io chiamo primi segmenti larvali del tronco, io non credo possano corrispondere ai veri primi segmenti (setigeri) dell' adulto, data la loro speciale maniera di formazione. Essi insieme corrispondono certamente alla porzione anteriore del primo segmento setigero dell' adulto, che, su semplici dati ricavati dalla morfologia dell' adulto, viene dal GOODRICH [1] interpretato come risultante dalla fusione di due segmenti; dalle mie osservazioni segue invece che

[1] Op. cit nota a pag. 414.

quel segmento è formato dalla fusione dei due segmenti larvali col 1° vero setigero: il quale per tal modo risulterebbe nell' adulto dall' insieme di tre segmenti. La parte posteriore setigera di detto 1° segmento poi nasce nella larva con l' apparire di un solco posto innanzi al segmento pigidiale, di cui mi è riuscito di vedere in un solo esemplare l' accenno; ciò fa supporre che i segmenti successivi si formino alla maniera consueta negli anellidi.

Non avendo ottenuto sperimentalmente stadii più adulti non ho potuto osservare il destino delle due tasche latero-anteriori dell' intestino, nè studiare l' origine dei seni o ampolle anteriori, che costituiscono una così interessante caratteristica dell' anatomia di *Saccocirrus*[1].

Il Goodrich nel citato lavoro sulla struttura e le affinità del *Saccocirrus*, fondandosi su dati morfologici tratti dallo studio di questi animali allo stato adulto, perviene alla conclusione che vi è una maggiore affinità fra il *Saccocirrus* ed il *Protodrilus* che non fra quest' ultimo e il *Polygordius*. Quantunque non sia mia intenzione di pervenire a conclusioni definitive su queste affinità prima che io abbia compiuto le osservazioni che ho in corso sull' organizzazione e l' embriologia del genere *Protodrilus*, pure, da quel tanto che ho già osservato e pubblicato sui due anellidi in questo lavoro e nella citata nota preliminare, non può non saltare all' occhio che esiste una maggiore somiglianza fra la maniera di sviluppo del *Protodrilus* e quella del *Saccocirrus*, che non fra lo sviluppo di entrambi questi anellidi e quello del *Polygordius*. Analogia che sussiste specialmente nello sviluppo dell' embrione nuotante e della larva, e nella struttura di questa, massime riguardo alla interessante caratteristica comune, per cui la formazione dei primi segmenti del corpo precede lo stabilirsi dei rapporti fra stomodeo e proctodeo con l' intestino primitivo; il che val quanto dire che come in *Protodrilus* non esiste in *Saccocirrus* una vera Trocofora nel senso di Hatschek.

Napoli, Stazione Zoologica, Maggio 1906.

---

[1] Oltre il citato lavoro del Goodrich vedi a proposito di queste ampolle: Meyer, E., Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 21. Bd. 1905 pag. 339.

Spiegazione delle tavole.

Lettere comuni a più figure:

b, bocca.
ca. ciglia apicali.
cb, ciglia basali.
cce, cellule celomatiche embrionali.
ce, cavità enterica.
co. ciglia oculari.
cp, corpuscoli polari.
crs, cromosomi.
cs, centrosomi.
cse, cavità di segmentazione.
ect, ectoderma.
ent, endoderma.
mn, membrana nucleare.
mo, macola oculare.
mov, membrana dell' uovo.
ms, mesoderma.
nl, nucleolo.
pa, paratroco.
pg, pigidio.
pr. prototroco.
ps'ps'', pseudosetole.
stm, stomodeo.
tle; tasche laterali endodermiche.
vg, vescicola germinale.

AB, *CD*, blastomeri della prima segmentazione; *A*, *B*, *C*, *D* blastomeri del quartetto basale. 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*, 1° quartetto di ectomeri; $1a^1$, $1b^1$, $1c^1$, $1d^1$ e $1a^2$, $1b^2$, $1c^2$, $1d^2$ ectomeri prodotti dalla divisione di questo: 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d*, secondo quartetto di ectomeri.

Tav. 3.

(Ingrandimento 600 diametri: nelle Figg. 7 a 14 è stata omessa la membrana dell' uovo.)

Fig. 1. — Uovo non fecondato appena ha emesso il 1° corpuscolo polare, che conserva la forma che aveva appena uscito dalla cavità del corpo.
» 2. — Polo animale dell' uovo non fecondato, dopo la divisione del 1° corpuscolo polare.
» 3. — Lo stesso dopo l'emissione del 2° corpuscolo polare.
» 4. — Taglio di un uovo non fecondato.
» 5. — Taglio di un uovo fecondato, durante la prima segmentazione, in cui la penetrazione dello spermatozoo ha avuto luogo prima che fosse compiuto il processo di maturazione.
» 6. — Taglio di un uovo durante la 2ª segmentazione. Il taglio è praticato secondo l'equatore (piano orizzontale).
» 7. — Prima segmentazione dell' uovo; i corpuscoli polari in alto.
» 8. — Seconda segmentazione; stadio a quattro blastomeri visto dal polo animale.
» 9. — Stadio ad otto cellule visto dal lato destro, con primo accenno della cavità di segmentazione visibile per trasparenza.
» 10. — Lo stesso stadio visto dal polo animale.
» 11. — Stadio successivo a 12 cellule.
» 12. — Lo stesso visto dal polo animale (i corpuscoli polari sono stati omessi)
» 13. — Stadio a 16 cellule.
» 14. — Stadio a 28 cellule in cui comincia la penetrazione dei globuli polari nella cavità di segmentazione.
» 15. — Embrione nuotante appena libero dalla membrana ovulare.
» 16. — Embrione nuotante con corpuscoli polari già penetrati, visto dal lato dorsale.

Tav. 4.

(Ingrandimento delle Figg. 17 a 22, 600 diametri; delle Figg. 24 a 34, 380 diametri.)

Fig. 17. — Taglio di blastula in cui è incominciato il processo di gastrulazione.
» 18. — Lo stesso praticato in corrispondenza del punto di penetrazione dei corpuscoli polari.
» 19. — Taglio di gastrula nuotante di 30 ore di età.
» 20. — Lo stesso di un embrione nuotante di oltre 48 ore.
» 21. — Taglio sagittale di una larva di otto o nove giorni.
» 22. — Lo stesso, un po' obliquo, di una larva di 11 giorni.
» 23. — Pseudosetole della prima serie dal vivo. Ingr. 700.
» 24. — Larva di 48 ore di età vista dal lato ventrale.
» 25. — Larva nel terzo giorno di età vista dal lato destro.
» 26. — La stessa alla fine del terzo giorno vista dal ventre.
» 27. — Larva di quattro giorni.
» 28. — Larva durante il quinto giorno.
» 29. — Larva di sei giorni.
» 30 e 31. — Larva di sette giorni.
» 32. — Larva di otto giorni.
» 33. — La stessa dal lato sinistro.
» 34. — Larva di 10 o 11 giorni di età.

(Nelle Figg. 27 a 32 e nella Fig. 34 la larva è vista dal lato ventrale.)

Azione della pioggia di cenere, caduta durante l'eruzione del Vesuvio dell' Aprile 1906, sugli animali marini

per il

Dottore **Salvatore Lo Bianco.**

Prefazione.

Durante la recente violenta eruzione del Vesuvio cadde copiosa pioggia di cenere nel nostro Golfo, che dapprima sospesa nell' acqua si è poi gradamente deposta dopo un certo tempo sul fondo.

Avendo constatato l' azione deleteria per gli organismi marini della cenere caduta, ho creduto opportuno di ricercare l' effetto prodotto da questa pioggia sulla fauna e sulla flora del Golfo. Questo studio non prima tentato, mi è stato possibile per i grandi mezzi di cui dispone la Stazione Zoologica e per le conoscenze da lunga esperienza acquisite intorno alla condizioni degli organismi marini del golfo di Napoli, sui quali da anni si esercita un continuo controllo di studii ed osservazioni quotidiane.

Ho così potuto rendermi conto dell' azione causata dalla cenere su moltissime specie e raccogliere fatti meritevoli di essere conosciuti, che ho esposti nelle seguenti pagine.

Tali fatti, paragonati ai tanti esempi geologici di faune antiche in strati di cenere e lapilli vulcanici, potranno portare molta luce sul processo e sulle vicende da esse subiti.

Capitolo 1°.

L'eruzione del Vesuvio e la conseguente pioggia di cenere.

La violenta eruzione del Vesuvio avvenuta nell' Aprile 1906 fu senza dubbio l' ultima fase di quella serie di convulsioni, che agitavano il nostro vulcano e si seguivano da circa due anni. Periodi stromboliani più o meno strepitosi si alternavano con periodi

di relativa calma, finchè negli ultimi tempi i fianchi del cono si squarciarono in varii punti emettendo copiose lave, che ora si spegnevano ora si rinnovavano scorrendo in giù, fino a raggiungere i pressi dell' Osservatorio vesuviano e quelli della Stazione funiculare. Intanto il giorno 4 Aprile fu visto il cratere emettere una massa straordinaria di fumo, che a guisa di pino si elevava a circa 1500 metri in alto, incurvandosi leggermente a causa di debole vento di S. E. Nel frattempo e nei giorni successivi si erano aperte nuove bocche ai fianchi del vulcano e propriamente dal lato di Boscotrecase e di Torre Annunziata che vomitavano grande quantità di lava.

In seguito al franamento del cono terminale, i di cui materiali caddero nel cratere, si ebbe una emissione spaventevole di cenere, lapillo e blocchi incandescenti.

La sera dello stesso giorno 4 Aprile incominciò a Napoli lo spettacolo della pioggia scarsa di una cenere nerastra e granulosa nonchè molto pesante. Le bocche che si erano aperte ai fianchi della montagna continuarono per più giorni, aumentando sempre d' attività, ad emettere lave abbondantissime, le di cui correnti minacciose correvano in direzione di Boscotrecase, Torre Annunziata e Terzigno distruggendo le campagne ed in parte anche le abitazioni. Tutto questo spettacolo era accompagnato da rombi sinistri e da esplosioni del cratere, che lanciava proiettili e lapillo a considerevole distanza. Fu questo lapillo che, cadendo in enorme quantità su di Ottajano e Terzigno, fece sprofondare i tetti delle case, causando la quasi completa distruzione di questi due paesi e uccidendo sotto le macerie centinaia di abitanti.

Nella notte dal 7 all' 8 Aprile si ebbe a Napoli qualche leggiera scossa di terremoto, mentre la mattina seguente il pino di cenere e di lapillo, solcato ad intervalli da lampi luminosi, si elevava nerissimo e minaccioso a varie migliaia di metri d' altezza. Alcuni fanno ascendere tale altezza a più che diecimila metri.

La pioggia di cenere incominciata la sera del 4 continuò a cadere ad intervalli sulla città e sui paesi vicini, e dal giorno 8 in poi divenne più abbondante e di color rossiccio; l' ultima cenere caduta in città era di color grigiastro, e solo verso il giorno 14 tale pioggia ebbe termine perchè spinta dal vento verso il lato S. e S. E. del vulcano.

Cominciò così a cessare il panico e la paura destati sugli abitanti dei Comuni vesuviani e sulla popolazione di Napoli dallo spettacolo durato circa 10 giorni.

In una relazione alla R. Accademia di Napoli il Prof. BASSANI ed il Dr. GALDIERI[1] così descrivono un nembo di cenere da loro incontrato sulla ferrovia Portici-Torre del Greco: «Dapprima il treno si trovò immerso in un polverio fittissimo paragonabile ai densi nuvoloni dei paesi nordici; poi man mano che il treno s' internava nella nube, l' oscurità si faceva maggiore finchè divenne assoluta al punto che si sarebbe potuto credere di essere in una galleria; poi l' oscurità andò gradatamente diminuendo finchè uscendo dalla nube vedemmo il sole e respirammo l' aria pura, mentre dianzi essa oltre che polverosa ed opaca sentiva lievemente di anidrite solforosa.»

A causa della pioggia di cenere a Napoli per circa una settimana non si vide il sole, malgrado che il tempo fosse stato calmo e bellissimo.

Per la cenere caduta la città di Napoli e le campagne adiacenti furono coverte con uno strato dello spessore di circa 30 mm., calcolato in media a 15 chilogr. per metro quadrato. In alcune località della zona vesuviana questo strato raggiunse oltre il metro e nel posto ove fu la Stazione della funiculare tutto l' edificio fu coverto con non meno di 20 metri di cenere e lapilli. Nella Campania formò uno strato grigio alla superficie e variabile da 10 a 50 centimetri di spessore.

Il vento spinse la cenere di là dall' Appennino e dall' Adriatico fino alla Penisola balcanica. Anche sulle Alpi bavaresi le bianche vette gelate furono coverte da un sottile strato grigio formato da cenere del Vesuvio, che giunse pure in piccole traccie a Parigi ed ad Amburgo.

La cenere emessa in quest' eruzione appartiene a quella detta polverosa, perchè le particelle che la compongono hanno fratture taglienti ed irregolari; esse non hanno superficie levigata come quelle che compongono quella detta filamentosa.

Da quanto si rileva da uno studio eseguito dal Prof. EUGENIO CASORIA[2], queste ceneri osservate con lente d' ingrandimento lasciano scorgere i seguenti minerali vesuviani: leucite, augite, poca olivina, qualche scaglia di mica ed un po' di magnetite. Esse sono costituite da magma lavico triturato variamente dalla violenza delle es-

[1] BASSANI, F., & A. GALDIERI, Notizie sull' attuale eruzione del Vesuvio Aprile 1906). in: Rend. Accad. Sc. Napoli Anno 45 pag. 123—127.

[2] CASORIA, Eug., Sulla composizione chimica delle ceneri vesuviane cadute a Portici nei giorni 9 e 10 Aprile 1906. Portici 1906.

plosioni misto a detriti derivanti dal franamento del cono vesuviano. L' acidità di queste ceneri era debolissima e quasi inapprezzabile. 100 grammi di cenere esauriti con acqua distillata fornirono i seguenti risultati:

Grammi 0,00219 di acido cloridrico nella cenere grigia
» 0,00108 » » » » » rossiccia
» 0,00294 » » solforico » » grigia
» 0,00145 » » » » » rossiccia.

La medesima quantità di cenere seccata a 180° conteneva i seguenti sali solubili:

	Cenere grigia	Cenere rossiccia
Cloruro di sodio ($NaCl$)	gram. 1,172	gram. 1,594
» » magnesio ($MgCl_2$)	» 0,184	» 0,165
» manganoso ($MnCl_2$)	» 0,041	» 0,048
Solfato di calcio ($CaSO_4$)	» 0,840	» 0,882
» » potassio (K_2SO_4)	» 0,357	» 0,272
» » sodio (Na_2SO_4)	» 0,051	» 0,277
Anidrite silicica (SiO_2)	» 0,006	» 0,002
	gram. 2,651	gram. 3,240
Ossido di potassio (K_2O) corrispondente	» 0,163	» 0,147.

Le ceneri private dalla parte solubile hanno fornito all' analisi i seguenti risultati:

	Cenere grigia	Cenere rossiccia
Anidride silicica (SiO_2)	gram. 48,117	gram. 48,154
» fosforica (P_2O_5)	» 0,852	» 0,743
» titanica (TiO_2)	indeterminata	indeterminata
Ossido ferroso (FeO)	gram. 2,772	gram. 2,750
» manganoso (MnO)	» 0,418	» 0,394
» ferrico (Fe_2O_3)	» 7,709	» 7,565
» d' alluminio (Al_2O_3)	» 19,082	» 18,437
» di calcio (CaO)	» 7,949	» 8,244
» » bario (BaO)	» 0,093	» 0,095
» » strontio (SrO)	» 0,028	» 0,033
» » magnesio (MgO)	» 3,728	» 4,432
» » potassio (K_2O)	» 6,403	» 5,834
» » sodio (Na_2O)	» 2,528	» 2,871
	gram. 99,679	gram. 99,552.

Da questi dati si rileva che la composizione chimica delle ceneri è simile o quasi a quella delle lave.

Una porzione di cenere appartenente a questa eruzione messa dal Signor H. LINDEN a cuocere in un crogiuolo ad alta temperatura si trasformò in una massa di ossidiano.

Sebbene la quantità di cenere caduta sia stata abbondantissima pure non ha raggiunto le proporzioni di quella caduta in conseguenza di altre eruzioni; per esempio nella storica eruzione del 79 dopo G. C. la cenere ed il lapillo furono emessi in tale quantità da seppellire le città di Pompei e di Ercolano. Anche nella eruzione del 16 Dicembre 1631 la cenere caduta nelle strade di Napoli raggiunse l'altezza di un palmo pari a circa 33 centimetri[1].

Le mie osservazioni sull' effetto della cenere che cadde in mare si sono svolte specialmente nella zona d' acqua che si estende dal Porto mercantile fino a Nisita e lungo la spiaggia dei Bagnoli e per circa 8 chilometri al largo. In tutta questa località ed in vicinanza della costa la quantità di cenere caduta fu in media uguale a quella caduta in città.

Da esperimenti eseguiti sul fondo arenoso di Posilipo ho potuto constatare che lo strato di cenere che lo copriva era dello spessore di circa $2\frac{1}{2}$ centimetri, ed in certi punti in cui il fondo si avvalla tale strato non era meno di 10 centimetri.

In conseguenza di ciò tutti gli apparecchi da pesca che strisciano sul fondo, come ad esempio le reti a strascico, nei primi giorni, e cioè quando la cenere non si era ben ammassata, se ne riempivano immediatamente toccando il fondo, ed in così grande quantità che solo con grandi sforzi potevano tirarsi alla superficie. Cosicchè molte volte fu mestieri di alleggerire i piombi che mantengono al fondo le reti ed aumentare i galleggianti di sughero.

Dopo circa un mese dalla pioggia di cenere col vaporino della Stazione Zoologica »Johannes Müller« si volle dragare a 200 metri al largo del Granatello (Portici) in direzione di Torre del Greco. La draga triangolare di ferro subito dopo l' immersione, appena toccato il fondo, vi penetrò tanto che fu impossibile trascinarla oltre; avendola salpata si trovò zeppa di cenere, la quale conteneva moltissime valve vuote di *Solen siliqua*, *Cardium tuberculatum* e *Cytherea chione*, molluschi che in gran parte morirono in seguito al-

[1] Il Krakatoa nella grandiosa eruzione del 1883 covrì con uno strato di cenere e di pietre pomici una superficie di 800000 chilometri quadrati, eguale alla superficie di tutta la Germania; in quest' occasione il pino formatosi raggiunse un' altezza di 50 chilometri.

l' azione del materiale vulcanico. Ripetendo l' operazione a circa un chilometro al largo si ebbe il medesimo risultato.

La caduta di cenere nel mare è un avvenimento che si connette non solo all' attività del Vesuvio ma a quella di tutti i vulcani del mondo. Prova ne sia che il MURRAY & RENARD[1], esaminando numerosissime prove di sedimenti sottomarini raccolti dal Challenger nei varii mari conosciuti, in quasi tutte vi rinvennero resti di pietre e cenere vulcanica. Nell' eruzione del Krakatoa nel 1883 il Prof. SLUITER di Amsterdam, essendovisi recato subito dopo, trovò tutti gli scogli e la spiaggia coverti di cenere e di pietre pomici. Data l' ubicazione costiera di quasi tutti i vulcani ritengo inutile di ricordare altri fatti simili, perchè s' intende facilmente che durante le loro forti eruzioni con emissione di cenere, questa in gran parte cade in mare.

Fin dal giorno 10 Aprile tutta la massa d' acqua del golfo di Napoli, e specialmente quella della zona N. O. che va dal Vesuvio fin' oltre Nisita, aveva assunto il colorito di una leggiera soluzione di cacao. Dove poi batte l' onda l' acqua era molto torbida ed il detto colorito era molto più intenso; s' intende che per effetto della circolazione, che ha luogo specialmente per le correnti che vengono da oltre Golfo, l' acqua verso il largo non aveva colore uniforme come nei pressi della terra. A 4—5 chilometri al largo si alternavano zone d' acqua similmente colorate come quelle della riva ed altre estensioni d' acqua tinte di grigio-verdastro ed alquanto chiare; altre zone erano d' un grigio lurido tanto da non lasciare scorgere oltre i due metri di profondità.

Ciò ho constatato ancora per molto tempo, ed al 5 Maggio (circa 1 mese dopo), avendo io percorso tutto il tratto da Napoli a Ischia, spingendomi col »Johannes Müller« a più di 8 chilometri dalla costa, osservai che il mare ove più ove meno era torbido e conteneva traccie di cenere in sospensione. In nessun punto della zona esplorata, in detto periodo, potetti osservare l' acqua purissima cristallina dal color di cobalto tanto caratteristica del nostro Golfo. Durante il periodo acuto dell' eruzione il mare si mantenne tranquillissimo e una leggiera brezza mattutina di N. E. si alternava nel pomeriggio col solito vento della giornata detto «forano». Solo verso le 11 a. m. del 18 Aprile improvvisamente

[1] MURRAY, F., & A. RENARD, Challenger Deep Sea Deposits pag. 292 e segg.

si scatenò una forte sciroccata, che fece sollevare in gran parte la cenere caduta in Napoli e nelle campagne adiacenti determinando immensi nembi di polvere, che involsero tutta la città, la quale sembrava nascosta nel fumo di un terribile incendio.

Dal principio dell' eruzione e per tutta la sua durata, come si è costantemente osservato in altre simili occasioni, vi fu un sollevamento del suolo, che mise al secco circa 60 centimetri di costa bagnata solo per 20 centimetri dall' alta marea per poche ore del mattino. Questo dislivello fu misurato varie volte alla banchina della Rotonda nei pressi della Stazione Zoologica. La temperatura dell' acqua di mare alla superficie del Golfo il giorno 5 Aprile fu di 13°, il giorno 7 di 14° ed il 17 di 16,5°.

Capitolo 2°.

Azione della cenere sugli organismi marini.

Per quanto abbia ricercato nella letteratura non ho riscontrato nulla di concreto riguardante l' azione delle cenere caduta in mare durante altre eruzioni sugli organismi viventi nel mare. Mi limito perciò a menzionare le seguenti notizie sulla vegetazione terrestre e le conseguenze che varii fenomeni vulcanici hanno avuto sulla vita del mare.

Il PALMIERI[1] nella sua splendida descrizione dell' eruzione vesuviana avvenuta il 26 Aprile 1872 così racconta il danno che la cenere caduta causò alla vegetazione: «Le erbe ed i seminati sparirono, le cime di tutti gli alberi e parecchi perirono del tutto. Nei primi giorni di Maggio dalla cima del Vesuvio io vedeva una vasta regione dal lato di S. O. oscura e tetra (dov' era caduta la cenere) ed accanto ad essa il verde ed i fiori della primavera. Dal 27 al 30 Aprile gli alberi si mantennero verdi quantunque coverti di cenere, ma al cadere di piccola pioggia in poche ore tutte le giovani massi intristirono ed il giorno seguente parean bruciate. Molti alberi seccarono infino alle radici ed altri perdettero i rami più sporgenti. Il danno fu maggiore nelle piante più prossime al vulcano e fu indistintamente sentito da tutte le altre piante. Ad una certa distanza si vedevano le diverse piante aver sentito diversamente l' azione della cenere.

In qual modo dunque la cenere suol riuscire così funesta alle

[1] PALMIERI, L., L'incendio vesuviano del di 26 aprile 1872. in: Atti Accad. Sc. Napoli Vol. 5 pag. 45.

piante specialmente coadiuvata da piccole pioggie? Quando essa contiene acidi liberi si trova subito la ragione per cui deve nuocere alle piante.»

E più avanti: «Pare dunque che tutta la malignità di quelle ceneri e sabbie risedette nella loro parte solubile e siccome la maggior parte di essa era costituita dal Salmarino, essendo l' acido cloridrico appena qualche volta comparso, così io sospetto che almeno una gran parte di quel danno dovette partire da esso. Per cui presa una certa quantita di detto sale raccolto sulle fumarole, fattane una soluzione e bagnata con essa le tenere cime di alcune piante le vidi dopo alcune ore intristire.»

Invece nell' odierna eruzione la vegetazione terrestre risentì molto meno l' effetto descritto dal Palmieri, e ciò forse perchè il cloruro di sodio contenuto nella cenere era in minor quantità.

Il Monticelli[1] enumerando gli effetti della cenere caduta nell' Ottobre 1822 sui vegetali dice invece che questi furono più meccanici che chimici. Accenna pure a varii animali terrestri uccisi specialmente dalle pioggie lapidee, ma non dice nulla riguardante gli animali marini.

Il Prof. Sluiter mi riferì verbalmente che nella sua visita al Krakatoa, subito dopo la grande eruzione, con lo scopo di studiarne l' effetto sulla fauna marina, non trovò più nessun animale vivente, nè littorale nè pelagico. Durante questa spaventevole eruzione oltre l' enorme quantità di cenere che cadde, in seguito alla terribile pressione interna l' isola fu squarciata in due parti, una delle quali si sprofondò nel mare causando delle onde gigantesche, che giunsero fino a lontanissime coste spezzando e distruggendo quanto incontrarono sulla loro via.

Il Thayer[2] in una relazione sopra un' eruzione sottomarina avvenuta fra 30° 15′ Lat. S. e 178° 55 Long. E., dice che tutti gli animali ed i pesci galleggiavano morti alla superficie del mare a causa della temperatura dell' acqua, che per una zona di 8 chilometri raggiunse fino a 5—8° C. in più dell' acqua adiacente.

Durante l' eruzione del Vesuvio avvenuta il 16 Dicembre 1631, oltre la strage di circa 4000 persone, vi fu quella degli animali domestici e dei pesci che venendo a galla ricoprirono le spiaggie. Come ho detto innanzi in quella eruzione la cenere caduta fu enorme e dati i fatti da me controllati nell' ultima eruzione non è

[1] Monticelli, Teod., Osservazioni e sperimenti fatti durante l' eruzione di Ottobre 1822. in: Opere dell' Abate T. Monticelli Vol. 2 Napoli 1841.

[2] N. Jahrb. Min. 1839 pag. 219.

escluso del tutto che sia stata la sua azione che produsse la morte di tanti pesci.

Finalmente in un opuscolo sull' odierna eruzione del Vesuvio, pubblicato da R. MICHAEL[1], a pag. 16 vi sono alcune righe dedicate ai danni prodotti dalla cenere caduta alla fauna del golfo di Napoli.

L'autore senza specificare gli animali danneggiati scrive solo che varii pesci fuggirono via dalla costa per la cenere scaricatavi e proveniente dalle strade e dai tetti delle case della città, di Molluschi coverti da un letto fangoso, e che infine tutte le Ostriche che vivevano fisse, dappertutto furono soffocate dalla cenere.

Dalle mie osservazioni risulta invece che tanto le Ostriche che vivevano sul fondo, come quelle che in grandissima quantità si trovavano nei depositi di S. Lucia, sebbene esposte alla cenere che cadeva, non ebbero a soffrirne la minima conseguenza.

Sovente poi nei lavori che trattano l'origine delle eruzioni, come causate da infiltrazioni d'acqua di mare nelle visceri della terra, si leggono casi in cui il Vesuvio, il Cotopaxi, il Rangurahua ed altri vulcani abbiano eruttato quantità più o meno grandi di pesci ed altri animali marini. Io veramente non so quanto valore si debba dare a tali notizie e se veramente esse sieno degne di essere prese in considerazione.

Azione della cenere sugli animali e sui vegetali pelagici.

Senza alcun dubbio l' azione dannosa della cenere sugli organismi marini è stata principalmente se non esclusivamente meccanica. Molte ragioni ed esperimenti mi hanno condotto a tale conclusione e sopratutto il fatto che non tutti gli organismi, che abitavano nella medesima zona, dove la cenere cadde in abbondanza, risentirono le medesime conseguenze. In molte specie solamente per la speciale organizzazione dell' apparecchio respiratorio la cenere determinò delle gravi alterazioni fisiologiche tali da causare serii disturbi ed in molti anche la morte.

Per stabilire con prove di fatto se la cenere caduta contenesse sostanze solubili in tal quantità da causare danno agli organismi marini, feci il seguente esperimento. Riempii con acqua di mare 4 cristallizzatori della capacità di circa un litro ed in ognuno di essi posi un esemplare adulto d'*Hippocampus brevirostris* ed uno giovine di *Sargus Rondeletii* lungo 3 centimetri ed in perfette

[1] MICHAEL, R., Beobachtungen während des Vesuv-Ausbruches im April 1906. in: D. Geol. Ges. 1906 Mai-Prot.

condizioni di vita. In tre recipienti versai 200 grammi di cenere nera nel primo, rossiccia nel secondo, grigia nel terzo, lasciando il quarto per controllo. La cenere usata era stata raccolta subito dopo caduta, sicchè conteneva ancora tutte le sue sostanze.

Tenni gli animali in esperimento per più di 48 ore e durante questo tempo la cenere ad intervalli regolari fu rimescolata nell' acqua dei tre recipienti, sicchè il liquido rimase costantemente torbido. Il risultato fu che nessun' animale presentò le minime traccie di sofferenza, e dopo le 48 ore, messi in una vasca grande, continuarono a vivere normalmente. Essendosi provata l' acqua dei recipienti con carta di tornasole questa non mostrò la minima traccia di acidità.

Nell' inverno e nella primavera le forme pelagiche o planctoniche pullulano sospese nelle varie falde d' acqua del Golfo e tanto che se ne fà di molte una raccolta, che basta per tutto l' intero anno agli usi della Stazione Zoologica.

Fra le specie più grosse che si pescano separatamente a mezzo di grossi bicchieri di vetro e senza l' aiuto di una retina e che si raccoglievano comunemente prima dell' eruzione vanno menzionate le seguenti: *Diphyes Sieboldii*, *Hippopodius luteus*, *Forskalia contorta*, *Carmarina hastata*, *Rhizostoma pulmo*, *Hormiphora plumosa*, *Cestus veneris*, *Eucharis multicornis*, *Alciopa Cantrainii*, *Asterope candida*, *Phronima sedentaria*, *Pterotrachea mutica*, *Pt. coronata* e *Phyllirrhoë*.

Per dare un' idea della massa di organismi minuti che vivevano prima del 10 Aprile (in cui il mare di già era pieno di cenere) do un' elenco di quelli che quantitativamente erano in prevalenza. Come esempio scelgo quelli contenuti nel Plancton pescato il 2 Aprile con una retina conica a 20 metri di profondità ed a circa due chilometri al largo:

Moltissime Diatomee *(Chaetoceras* e *Rhizosolenia)*, *Collozoum inerme*, Acanthometridi varii, giovani *Carmarina hastata*, *Rhopalonema velatum*, larve di *Callianira bialata*, *Sagitta bipunctata*, larve di *Polygordius neapolitanus*, di *Polynoe*, di *Magellona papillicornis*, di Terebellidi, *Tomopteris Kefersteinii*, Cyphonautes di *Membranipora*, *Euchaeta marina*, *Temora stilifera*, *Clausocalanus acuicornis*, *Acartia Clausii*, Auricularia di *Synapta*, Pluteus di Ofiuridi e di Echinidi, Nauplius di *Balanus perforatus*, larve di *Amalopenaeus*, larve di Sergestidi, *Spirialis rostralis*, Veliger di Gastropodi e di Bivalvi, *Creseis subulata* juv., *Doliolum denticulatum*, *Oikopleura cophocerca* e *Fritillaria furcata*. I pescatori della Stazione Zoologica adibiti alla pesca pelagica, che di già avevano notata una scarsezza di queste specie,

usciti il 10 Aprile alla ricerca degli animali pelagici più grossi, furono molto meravigliati di non trovar nulla. Il Plancton da essi raccolto a 20 metri di profondità era tanto povero quantitativamente che il bicchiere in cui si conteneva aveva l'apparenza di essere riempito solo con acqua. Tutte le Diatomee mancavano completamente, e sul fondo del vaso fra un leggiero strato di poltiglia rosea trovai: 2 *Sagitta bipunctata*, 3 *Acartia Clausii*, pochi *Clausocalanus arcuicornis*, Nauplius di Copepodi e pochi Veliger di Bivalvi. Queste poche specie e specialmente le due *Sagitta* erano annerite e coverte con granelli di cenere. In nessuna occasione e mai per lo innanzi aveva visto una tale mancanza di organismi nelle acque del golfo.

Invece il Plancton pescato nella medesima giornata alle ore 10 a. m. col grande bertovello a circa 4 chilometri al largo di Nisita ed a 100 metri di profondità aveva un apparenza stranissima e molto differente da quello che si pesca ordinariamente in queste profondità di giorno. Il boccale legato dietro alla rete e che fa da collettore conteneva dell' acqua piuttosto torbida, rosea ed uno straterello di cenere al fondo di esso in cui vi erano dei grumi formati da muco, cenere ed animali. In questi grumi si contenevano grosse *Sagitta* contorte ed annerite fra numerose Meduse, *Spongosphaera*, *Aulacantha*, Collozoidi anneriti come pezzi di carbone, insieme a grossi Copepodi, a Zoee ed altre larve di Crostacei, e che in parte erano già morti ed in parte si dibattevano furiosamente per liberarsi da questo impasto mortale. Nell' acqua sovrastante a questi grumi si osservava un movimento insolito, un corerre in tutte le direzioni di Gammaridi, Misidi e grossi Eufausidi mai visti fin' allora nel Plancton raccolto durante la luce del giorno. Fra i primi vi erano rappresentati i generi *Leucothoe*, *Urothoe* e *Ampelisca* abitatori del fondo, e varii esemplari di *Erichthonius difformis* e *Corophium acherusicum* abitatori dei porti e dei corpi galleggianti; fra i Misidi vi erano varii *Gastrosaccus Normanii*, *Siriella crassipes*, *Anchiaulus agilis* e poche *Macropsis Slabberii* juv., fra gli Eufausidi circa una quarantina di esemplari della *Nyctiphanes Couchii* (♂ e ♀ con le uova). Inoltre insolitamente vi si trovarono pure un bel esemplare di *Lophogaster typicus* e due *Caprella aequilibra* giovani.

Come ho gia detto, la più parte delle specie gelatinose erano chi più e chi meno annerite dalla cenere; oltre a ciò queste come molti Crostacei avevano il tubo digerente zeppo di polviscolo vulcanico, che avevano ingerito.

La presenza nel Plancton durante le ore mattutine di animali

che ordinariamente si pescano solo durante la notte come i Gammaridi, i Misidi e la *Nyctiphanes*, si spiega col fatto che l' oscurità prodotta dalla fitta pioggia di cenere determinò su questi animali la medesima azione di quella che esercita su di loro la notte. Come vedremo più innanzi anche molte altre specie bentoniche notturne durante la pioggia della cenere furono pescate di giorno.

Anche la presenza nel Plancton dell' *Erichthonius difformis*, del *Corophium acherusicum* e delle due *Caprella aequilibra* mi meravigliò non poco; ma mi sono spiegato il fatto, considerando che vivendo essi sopra sugheri, legno, pietre pomici ed altri corpi galleggianti, quando questi furono coverti dalla cenere caduta dovettere abbandonare la loro dimora e si sbandarono in tutte le direzioni onde trovare un migliore rifugio.

Al 14 del medesimo mese in una corrente littorale poco distante dal porto di Mergellina vengono raccolti: 1 *Cestus veneris* a brandelli, 1 *Carmarina hastata* annerita come da fumo, varii *Hippopodius luteus* e 4 *Beroë ovata* pure danneggiati ed anneriti. Questi animali che provenivano dalle regioni oltre golfo dove non era caduta cenere, trasportati nelle nostre acque subirono l' azione deleteria della cenere che esse contenevano.

Dal 12 al 14 Aprile il Plancton pescato pure in 20 metri di profondità e nella medesima località dove fu pescato quello precedentemente elencato conteneva un maggior numero di forme, tanto qualitativamente che quantitativamente, e solo tutte le Diatomee pelagiche erano sparite, mentre per lo innanzi vi si contenevano in enorme quantità. In esso vi rinvenni le seguenti specie: 5 *Sagitta bipunctata*, varii Pluteus di Echinidi, Auricularia *di Synapta*, larve di Spionidi, poche Cyphonautes, varii Copepodi dei generi *Acartia*, *Calocalanus*, *Oithona*, *Clausocalanus*, parecchi Veliger di Bivalvi. Nel fondo del vaso che conteneva il Plancton vi era sempre un leggiero strato di cenere. Il giorno 14, onde controllare la quantità di Plancton esistente nelle varie falde d'acqua del Golfo, pesco con il grande bertovello in una zona a circa 3 chilometri al largo della Gajola, ove vi erano 130 metri di profondità. Con la prima retata eseguita a 50 metri il grande boccale della capacità di 5 litri porta su pochissime specie: alcune *Aulacantha scolymantha*, varii *Collozoum inerme*, 2 *Sagitta enflata* e parecchi Copepodi dei generi *Candace*, *Euchaeta* e *Pleuromma*, che per la maggior parte erano anneriti e si contorcevano per liberarsi dalla cenere attaccata sui loro corpi. La seconda retata eseguita a 75 metri di profondità portò su oltre

le specie precedenti anche 2 *Liriope exigua*, varii *Doliolum Müllerii* molto malandati ed anneriti e diverse uova di Eufausidi e Murenoidi; al fondo del boccale vi era sempre della cenere deposta. Infine la terza retata fu eseguita in modo che la rete toccasse il fondo; nel collettore oltre numerosissimo Planeton si trovò pure materiale bentonico, come ad esempio 1 piccola *Synapta inhaerens*, 1 pezzo di *Notomastus profundus* ed un rizoma appartenente alla comune *Posidonia*.

Nel Plancton raccolto con questa retata vi erano una infinità di forme diverse delle quali do solo l' elenco di quelle più numerose: *Aulacantha scolymantha*, *Spongosphaera streptacantha*, *Thalassophysa pelagica*, *Orbulina universa*, *Globigerina bulloides*, *Collozoum inerme*, giovani *Carmarina hastata*, *Liriope exigua*, *Aeginopsis mediterranea*, *Diphyes Sieboldii*, *Sagitta lyra*, *Sagitta enflata*, *Sagitta serratodentata*, *Tomopteris Kefersteinii*, larve di *Echiurus* sp., *Conchoecia spinirostris*, *Sapphirina* div. sp., *Copilia denticulata*, *Hemicalanus longirostris*, *Candace aethiopica*, *Pontellina plumata*, *Eucalanus elongatus*, *Stylocheiron mastigophorum*, molti giovani Eufausidi, giovani Sergestidi, giovani *Nematoscelis*, *Phronimopsis spinifer*, *Phronima sedentaria*, *Phronimella elongata*, molte larve di Decapodi (Zoea e Mysidium), *Spirialis rostralis*, piccole *Pterotrachea mutica*, *Doliolum denticulatum*, *D. Müllerii*, *Salpa democratica*, uova e larve di Teleostei.

Tale massa di animali formava dei cumuli nerastri sul fondo del boccale, misti a sostanze mucillaginose ed alla cenere che vi si accumulava. La più parte di questi organismi era morta e morente, e solo pochi, per la più parte Crostacei, nuotavano liberamente nel recipiente. Questo fatto dimostrava chiaramente che le falde d' acqua superficiale ed intermedia del golfo contenevano pochissimo Plancton, e che esso si era in grande quantità depositato sul fondo.

Il 17 Aprile uscimmo con la barca a vapore »Frank Balfour« alla ricerca di una zona ad acqua limpida. A circa 8 chilometri da Nisita ed in direzione di Capri trovammo l' acqua assai trasparente e tanto che si poteva vedere a varii metri di profondità. Il Plancton pescato in detta zona ed a 20 metri conteneva animali viventi ed in quantità normali; non si ebbe come al solito lo strato di cenere sul fondo del recipiente.

Anche il Plancton raccolto a 100 metri di profondità era in ottime condizioni di vita e non mancavano tutte le forme che ordinarimente si trovano in tali profondità. Nemmeno un solo dei componenti di questo Plancton portava traccie di cenere vulcanica.

Nelle acque torbide del Golfo a cagione della cenere che vi si

trovava la mancanza di un Plancton, contenente i suoi varii componenti in quantità ed in qualità normale, durò ancora per molto tempo. Il giorno 21 Aprile si constatò un lieve miglioramento tanto in quello raccolto alla superficie, quanto in quello raccolto a 20 metri di profondità; in quest' ultimo vi si trovò di speciale una certa quantità di uova in segmentazione di *Sipunculus nudus*, le quali si raccolsero pure nei giorni seguenti fino al 26 dello stesso mese.

Per la forte sciroccata del giorno 18 si raccolsero alla superficie, in vicinanza del lido, varii esemplari di *Anomalocera Pattersonii* e numerose *Sagitta bipunctata*, che il vento aveva spinto dall' alto mare. Nei giorni seguenti e specialmente dal 22 al 24 s' incominciano a raccogliere di nuovo poche Diatomee (*Chaetoceras* e *Rhizosolenia*), che dal 14 erano completamente sparite, e qualche *Ceratium tripos* che sembravano morti.

Ho ragione di credere che tutto il Plancton importato nel nostro Golfo negli ultimi giorni di Aprile, sia spinto dal forte vento, sia trasportato dalle correnti, fu pure distrutto dall' azione della cenere. Sono indotto a questa conclusione dal perchè al 30 del mese, avendo ripetuto la pesca col grande bertovello a circa 6 chilometri dalla punta di Posilipo nelle varie falde d' acqua, che in quel punto era torbida, ottenni i medesimi risultati del giorno 14. Nel medesimo giorno (30) in vicinanza del porto di Mergellina, a circa 200 metri di distanza da terra, fu raccolto del Plancton a 20 metri di profondità e si trovò di una grande povertà.

Tali condizioni durarono ancora, variando leggermente fino al 15 Maggio. Nel frattempo e propriamente il 5 Maggio si fece un' escursione col »Johannes Müller« allo scopo di controllare il Plancton. Si pescò fra la secca di Benda Palummo e l' isola di Procida, molto al largo di Pozzuoli, con il grande bertovello. Con la prima retata eseguita a 75 metri di profondità si raccolsero solo varii Collozoidi molto anneriti, alcune *Sagitta enflata*, un paio di *Doliolum Müllerii*, una *Irene pellucida* e pochi Copepodi. Con le altre retate eseguite fra 50—100 metri di profondità il risultato fu sempre lo stesso, e ciò dimostra che anche in questa zona la cenere distruggeva gran parte degli organismi galleggianti.

Per tutta la durata di questa escursione nel Golfo e del percorso fino ad Ischia non fu veduta una sola forma pelagica, malgrado che il vaporetto spesso si trovasse in mezzo a correnti larghissime, contenenti numerose alghe e corpi diversi galleggianti alla loro superficie. Dal 12 al 20 Maggio si ebbero continuati acquaz-

zoni e vento di S. E. e S. O. che determinarono una zona costiera d' acqua molto torbida, che talvolta si estendeva fino a 150 metri dalla costa e talvolta raggiungeva i tre chilometri al largo, oltre i quali l' acqua era molto limpida. Nella prima zona vi era sempre scarsezza di Plancton, mentre pescando appena dopo la linea di demarcazione di questa si otteneva Plancton in abbondanza.

Questa zona torbida andò man mano riducendosi, finchè verso la fine di Maggio si dileguò quasi del tutto e la pesca del Plancton divenne di nuovo normale.

Da ciò che ho esposto riguardante la sparizione del Plancton durante il periodo del mare torbido per cenere in sospensione si può conchiudere che la caduta e la presenza di questo polviscolo vulcanico nelle acque del Golfo ha avuto un' azione deleteria sugli organismi pelagici, i quali si ridussero, loro malgrado, negli strati più prossimi al fondo e sul fondo medesimo con il corpo annerito e carico di cenere e dove poi finirono col morire.

È risaputo che una gran parte degli organismi gelatinosi pelagici, allorquando non si trovano più in condizioni favorevoli, o se vengono stimolati a lungo, possono secernere dal loro corpo delle sostanze mucillaginose, secrezione che di solito serve loro come mezzo di difesa e che varia di densità secondo le specie. Le Meduse producono ad esempio una sostanza mucosa molto diluita, i Sifonofori una un po' più densa, mentre la secrezione di alcuni Alciopidi forma dei grossi e densi grumi, che prendono una leggiera tinta violacea ed involgono in parte l' animale.

Tali organismi a pelle non resistente potettero solo per qualche tempo sopportare la insolita pioggia di cenere, ma poi stimolati dai granellini di essa a superficie tagliente ed acuta, che con insistenza cadevano sulla loro superficie, si determinò attiva secrezione di muco. Naturalmente le particelle di cenere agglutinate dal muco si accollarono alla superficie del corpo, ed in tal quantità, che dopo poco gli animali se ne trovarono carichi, in modo che non fu loro possibile di liberarsene; sicchè aumentato per conseguenza il loro peso specifico, loro malgrado, furono lentamente trascinati al fondo, dove finirono col morire.

I Crostacei pelagici per la gran quantità di cenere da essi ingerita, per la medesima ragione dell' aumentato peso specifico andarono a finire insieme agli altri in fondo al Golfo. Lo stesso dicasi pure per i Radiolarii ed i Foraminiferi pelagici, i quali a loro volta, con i loro numerosi pseudopodii fecero tale provvista di cenere, che divenuti più pesanti subirono la sorte comune.

Con molta probabilità anche per le Diatomee avrà agito la cenere nello stesso modo; difatti ogni qual volta nell' autunno, allorchè tutta la zona littorale è resa torbida da miliardi di *Chaetoceros* ed altre Diatomee, nel fondo del retino usato per pescarle, insieme ad esse si raccoglie pure una enorme quantità di muco, che per la sua densità non passa attraverso le strette maglie della seta da buratto. È noto che nell' Adriatico miliardi di Diatomee, riunite insieme in grandi masse dal muco che secernono, sono spinte dal fondo alla superficie del mare dalle gallozzole di ossigeno che emettono e che restano aderenti al detto muco. Dato dunque che le Diatomee secernono del muco, molto probabilmente durante la pioggia di cenere, questa agglutinatasi ha determinato la discesa al fondo di questi minuti vegetali.

Prima di por fine a questo capitolo voglio ricordare per analogia che nelle zone d' acqua marina littorale rese torbide dalle acque di scolo delle pioggie continuate il Plancton è poco o nulla. In questo caso, oltre l' azione dell' acqua dolce che diluendo la salsedine rende gli animali più pesanti, si deve evidentemente anche ammettere che le particelle di terriccio e di polvere che sono contenute nell' acqua, nel depositarsi sul fondo devono produrre i medesimi effetti della cenere.

Influenza della sparizione del Plancton sulla pesca della Sardina.

Dalle ricerche del POUCHET & GUERNE[1] sul nutrimento della Sardina dell' Atlantico, da quelle del DAY[2] sul nutrimento della Sardina delle coste inglesi e dalle altre del MONTICELLI[3] sull' alimento di quella del golfo di Napoli, risulta che questo comunissimo pesce si nutre esclusivamente di organismi pelagici, e specialmente di piccoli Crostacei e Molluschi. Sembra che in generale la Sardina non sceglie il suo alimento ma si ciba di ciò che trova galleggiante.

È ben conosciuto il fatto che, quando spirano venti del S. che dall' alto mare spingono il Plancton verso la costa, in generale la pesca della Sardina è abbondante; invece quando il vento è del N. il Plancton è spinto verso l' alto mare e la pesca è quasi sempre me-

[1] POUCHET, G., & J. DE GUERNE, Sur la nourriture de la Sardine. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 104 1887 pag. 712—715.

[2] DAY, F., The digestive organs of the Pilchard. in: The Zoologist January 1882.

[3] MONTICELLI, F. S., Sul nutrimento e sui parassiti della Sardina *Clupea pilchardus* C. V. del golfo di Napoli. in: Bull. Soc. Natural. Napoli Vol. 1 1887 pag. 85—88.

dicere. Ciò dimostra pure che questo pesce segue costantemente le correnti che trasportano il suo nutrimento.

Al principio di Aprile e prima dell' eruzione la pesca della Sardina nella zona che poi divenne torbida fu soddisfacente. Le grandi reti a strascico dette »sciabiche« tirate dalla costa di Posilipo e dalla strada Caracciolo ne raccoglievano da 20 a 50 chilogr. per ogni retata, ed anche le »menaidi«, reti di posta galleggianti al largo e disposte in senso verticale, ne raccoglievano pure in quantità.

Ma la cosa cambiò nel periodo della cenere, e tanto, che verso il 10 Aprile le sciabiche, che di già da qualche giorno pescavano pochissime Sardine, non ne raccolsero che solo pochi esemplari, certamente sperduti. In tal maniera continuarono a pescarne piccole quantità anche nei giorni seguenti fino al 16 in cui per caso se ne raccolsero 2—3 chilogr. Per la mancata pesca tutti i proprietari di menaidi lasciarono il Golfo per andare a pescare con le loro reti verso Procida e la spiaggia di Cuma, dove le condizioni si mantennero normali per la poca cenere caduta.

Solo verso la prima quindicina di Maggio la pesca della Sardina diventò migliore e tanto che se ne pescava a quintali; tale fatto coincideva con le migliorate condizioni del Plancton, che per le mareggiate di S. E. e di S. O. venne spinto in gran copia verso la costa. Per rendermi conto dell' alimentazione della Sardina, raccolta durante il periodo della pioggia di cenere, ne aprii varie e vi trovai: *Ceratium tripos*, *Peridinium divergens*, Nauplius di *Balanus perforatus*, *Euchaeta marina* ed *Acartia Clausii*.

In tutto il periodo della pioggia di cenere nella vicina isola di Capri la pesca della Sardina fu molto abbondante, svolgendosi in massima parte verso il lato N. dell' isola, dove in alcune giornate di Aprile (14—18) se ne raccolsero fino a dieci quintali. Ivi la cenere cadde in quantità piccolissima, l' acqua si mantenne sempre limpida e quindi il Plancton fu normale.

Ciò che ho esposto per la Sardina può riferirsi in gran parte pure all' Acciuga ed al Maccarello *(Scomber scombrus)*, che sebbene in minor quantità pure si pescavano abbondantemente prima dell'eruzione e che sparirono durante tutto il periodo dell' acqua torbida. La biologia di questi pesci essendo identica a quella della Sardina, la loro scomparsa è da attribuirsi alle medesime cause che determinarono la scomparsa di quest' ultima. Evidentemente l' acqua torbida aveva contribuito alla scomparsa di questi pesci, ma la causa principale di questa scomparsa, per quanto ho innanzi detto, deve ricercarsi

nella mancanza del Plankton che durante circa un mese a cominciare dall' 11 Aprile, fu distrutto costantemente dall' azione della cenere.

Animali di fondo morti in seguito all' azione della cenere.

L'azione della cenere sugli animali marini di fondo produsse conseguenze diverse. La più gran parte delle specie che vivono sotterrate vennero alla superficie del fondo e si adagiarono sulla cenere che vi si era depositata; di queste alcune finirono col morire, altre sebbene danneggiate potettero di nuovo sotterrarsi e continuare così a vivere. Per maggiore chiarezza ho creduto descrivere in questo capitolo le vicende subite dalle prime, e nel capitolo che segue quelle delle specie che sebbene danneggiate scamparono.

Poriferi. *Sycon raphanus.* Questa spugna calcarea comunissima nel Porto militare ed in quello mercantile, nonchè in altre località ad acque poco mosse, fu del tutto distrutta. Per la loro superficie scabrosa ed irta di spicoli, che rattennero la cenere, gli animali furono coverti completamente da questa, che per i pori dermali s'introdusse in tutti i canalicoli del corpo obliterandoli; ed in molti anche la cavità generale era riempita fino all' osculo di tale materiale vulcanico. Per conseguenza fin dal 15 Aprile tutti gli esemplari che si raccolsero erano neri come carbone, ed alcuni di già in pieno disfacimento. Al principio di Maggio tanto dalle località suddette che nel porto di Santa Lucia non si trovò più alcun esemplare di questa specie perchè tutti distrutti dalla cenere.

Una grossa specie di *Sycon* indeterminata che talvolta raggiunge un' altezza di 50 mm. e che vive sul fondo detritico di Posilipo subì le medesime vicende della specie precedente.

La *Leuconia aspera* che vive nelle stesse località dove vive il *Sycon raphanus* ebbe molto a soffrire per la medesima causa e molte esemplari finirono pure per morirne.

Tutti gli esemplari di *Esperia Lorenzii*, di *Spongelia elegans* ed una specie di *Reniera* raccolti sul fondo detritico dal 14 Aprile alla fine di Maggio erano ridotti alla sola impalcatura scheletrica, e solo pochi esemplari conservavano ancora qualche piccola zona del loro corpo, dove il tessuto non era morto.

Il 25 Maggio fu pescato sulla Secca di Chiaja che dista 3 chilometri dalla Stazione Zoologica verso il largo, e dove vi sono circa 90 metri di profondità. Tutte le seguenti spugne erano state distrutte dalla cenere perchè raccolte annerite, cariche di cenere e ridotte quasi al solo scheletro: *Leucosolenia cerebrum*, *Reniera rosea*, *Siphonochalina*

coriacea e *Cacospongia cavernosa*. Invece la *Lieberkühnia calyx*, l'*Axinella verrucosa* e la *Schmidtia dura* non aveano subito il minimo danno.

Celenterati. Nessuna delle numerose specie di Antozoi ebbe a subire delle conseguenze letali in seguito alla cenere caduta; fanno eccezione tutti gl' Idroidi gimnoblasti che furono danneggiati ed offrirono casi di autotomia protettiva (vedi pag. 100).

Vermi. Fra gli animali appartenenti al tipo dei Vermi solo pochi morirono per la cenere. Varii esemplari di *Sipunculus nudus* e di *tesselatus*, con l' intestino zeppo di cenere, vennero raccolti con le reti a strascico. Altri esemplari morti di *Sipunculus nudus* furono trovati al secco sulla spiaggia del piccolo porto di Mergellina, spintivi dalle mareggiate.

Fra gli Anellidi un buon numero di *Nephthys scolopendroides* e di *Glycera siphonostona* morti, furono raccolti dai »rastrellari« in mezzo a molti altri viventi.

Echinodermi. Questo gruppo offrì casi più numerosi di mortalità causati dalla cenere.

Di già al 13 Aprile gli *Sphaerechinus granularis* pescati fra le praterie di *Posidonia* a Posilipo, durante i giorni antecedenti, e che erano destinati a scopo di studio, messi nelle vaschette del laboratorio dopo poche ore morivano, mentre di solito essi vi vivono a lungo. Nel giorno 17 si pescò di nuovo nello stesso posto e con non poca meraviglia si constatò che tutti gli *Sphaerechinus* erano ridotti al solo dermascheletro e gli organi interni in piena putrefazione.

Passati un paio di giorni i pescatori della Stazione Zoologica si recarono con la tartanella alla secca della Gajola (uno dei tanti crateri estinti sottomarini) per raccogliervi gli *Sphaerechinus* di grandi dimensioni, tipici di questa località, e che raggiungono fino a 16 centimetri di diametro. Con una sola retata furono estratti dal fondo 47 dermascheletri ben puliti e senza la minima traccia di organi interni, alcuni dei quali completamente ripieni di cenere, ed insieme molti frammenti ed aculei appartenenti a questo echinide. Continuata la pesca ed avendo eseguite più retate, non fu raccolto un solo *Sph.* vivente, mentre a centinaia, nel sacco della rete, si trovavano i dermascheletri.

Durante il mese di Maggio si rinnovò parecchie volte la pesca alle secca della Gajola, ma sempre si raccolsero *Sphaerechinus* morti.

Le medesime sorti degli *Sph.* subirono le altre specie di Echinidi che si trovavano lungo tutta la regione esplorata. L' *Echinus*

microtuberculatus che vive di preferenza fra le praterie di *Posidonia*, l' *Arbacia pustulosa* caratteristica degli scogli littorali, lo *Strongylocentrotus lividus*, forma commestibile, che vive pure sugli scogli e nei fondi costieri, e finalmente la *Dorocidaris papillata*, delle secche a coralline, e che si trova fin' oltre i 100 metri di profondità, tutti senza eccezione furono uccisi dalla cenere.

La distruzione di questi animali fu tanto completa, che volendone raccogliere al principio di Maggio con abili pescatori frugammo su tutta la costiera dal Castello dell' Ovo fino agli scogli della Gajola senza trovarne un solo! E dire che prima dell' eruzione questi Echinidi a migliaia erano diffusi su tutti gli scogli littorali.

Per rendermi conto dell' azione della cenere nel determinare la morte degli Echini, sottoposi varii *Echinus microtuberculatus* al seguente esperimento. Due esemplari di questa specie, che si trovavano nelle vasche del Laboratorio già prima dell' eruzione, furono messi in un boccale contenente acqua di mare alle ore 2 p. m. Ad intervalli di un' ora vi versavo piccole quantità di cenere rossiccia mescolata ad acqua di mare finchè tutto il liquido diventava torbido. Verso le ore 6 p. m. si era di già formato sul fondo del boccale uno strato di cenere dello spessore di 5 mm. e d' allora sospesi di versare cenere. Durante le prime tre ore gli animali lasciavano costantemente il fondo del recipiente per andarsene alla superficie dell' acqua.

Alle ore 8 a. m. del giorno dopo trovai i due Echini sul fondo, con i piedi ambulacrali retratti e con gli aculei rivolti in giù, segno evidente che essi non erano più in buone condizioni di vita. Osservatili col microscopio binoculare di Zeiss, in un cristallizzatore con acqua pura, notai che mentre i piedi ambulacrali si contraevano leggermente, gli aculei e le pedicellarie ripigliandosi, si movevano energicamente tanto che queste ultime afferravano con molta energia i piccoli corpi che vi capitavano vicino. Dopo l' osservazione rimisi di nuovo gli animali nel boccale e dopo aver cambiato solo l' acqua di mare continuai a farvi cadere della cenere, procedendo come nel giorno precedente. Alle ore 3 p. m. uno degli Echini incominciò a emettere grosse masse di sperma, che tolsi via cambiando di nuovo l' acqua del boccale.

Al mattino del terzo giorno i due Echinidi stavano sul fondo immersi con la parte orale nella cenere che avea raggiunto l' altezza di 1 centimetro; tutta la loro superficie aborale era coverta con uno straterello di cenere alto 2 mm., e già delle gallozzole di gas idrosolforico aderenti ad esso, mostravano chiaramente che

la loro putrefazione era piuttosto avanzata. Dopo altri due giorni tutti gli organi erano completamente macerati e solo rimaneva il dermascheletro che si era liberato completamente dagli aculei.

Avendo ripetuto l' esperimento con lo *Strongylocentrotus lividus* ebbi il medesimo risultato, con la differenza che essi vissero 5 giorni prima di morire. Avendo osservato la piastra madreporica di tutti gli Echini morti in tal modo, essa si presentava di color rossiccio simile a quello della cenere, che era caduta nel boccale; ed infatti al microscopio tutti i suoi numerosi pori si mostrarono obliterati da minute particelle di cenere. Questo fatto confermava l' osservazione da me già fatta sulle piastre madreporiche degli *Sphaerechinus* morti e raccolti direttamente dal mare in Aprile.

Dal che si deduce che l' obliterazione della piastra madreporica causata dalla cenere, impedì all' acqua di mare di penetrare nel sistema acquifero; in tal modo non potendo funzionare il meccanismo ambulacrale, gli Echinidi rimasero immobili, finchè coverti dalla cenere finirono col morire per asfissia e per fame.

Per la medesima ragione del non funzionamento dei piedi ambulacrali, data l' obliterazione della piastra madreporica, una gran parte delle specie di Echinidi, che vivono sugli scogli, non potendo fissarsi a questi con le ventose terminali dei detti piedi ambulacrali, furono dalle mareggiate di scirocco e di libeccio spinti in parte fino a circa 200 metri dalla costa nel fondo arenoso, dove si trovarono morti nello strato di cenere che vi si era depositato. Penso che le osservazioni da me fatte sulle cause determinanti la morte degli Echini per la cenere vulcanica forniscono un indizio per spiegare come possano essersi determinati i fossili di questo gruppo, analogamente a quanto è avvenuto per la cenere, nei casi di depositi sedimentarii. È notevole che la più parte degli Echini fossili, come quelli morti per la cenere, si trovano senza aculei.

Anche l' *Antedon rosacea* fu quasi distrutta dalla cenere caduta, e solo qualche raro esemplare scampò dalla morte. Questo Crinoide comunissimo sui fondi detritici e sulle praterie di *Posidonia* del nostro Golfo, che si raccoglieva a migliaia di esemplari con le reti a strascico, sparì quasi del tutto. Il giorno 20 Aprile pescando con la tartanella verso Posilipo alla profondità di circa 30 metri si raccolsero solamente tre esemplari, per lo più mutilati e morenti e con i raggi quasi sprovvisti di pinnule.

Anche alla secca della Gajola le *Antedon* subirono le medesime

conseguenze di quelle della costa di Posilipo, cosicchè alla pesca se ne raccolsero solo rari esemplari.

Non posso con sicurezza spiegare il modo con cui la cenere abbia influito a far morire questi Crinoidi, ma è possibile che essi coverti man mano dalla cenere caduta si trovarono infine in un ambiente sfavorevole, sicchè indeboliti dalla fame e disturbati dallo strato di cenere, che li covriva, abbiano reagito con l'autotomia, che ha infine determinato la morte. A questa conclusione mi conduce il fatto di aver sovente osservato l' *Antedon*, che vive benissimo nelle vasche dell' Acquario durante la stagione fresca, perire autotomizzandosi man mano quando la temperatura dell' acqua, ove esse vivono, diventa molto bassa o molto alta.

Va pure ricordato che questo Echinoderma risentì l' azione della cenere almeno una settimana più tardi degli Echini.

Invece una specie molto vicina, l' *Antedon phalangium*, pescata al largo (ove sempre vive) il 7 Maggio fra Capri e Ischia, a circa 400 metri di profondità, era in ottime condizioni di vita; ciò perchè la cenere caduta in questi paraggi fu pochissima. Tanto gli Asteridi che gli Ofiuridi resistettero benissimo all' azione della cenere ad eccezione di varii esemplari della *Luidia ciliaris*. Durante il periodo acuto della pioggia di cenere e propriamente verso il 10 Aprile ne vennero difatti raccolti dal fondo alcuni in frammenti ed altri in piena dissoluzione.

Finalmente voglio ricordare che verso la fine di Aprile ed al principio di Maggio si pescarono morti sul fondo detritico e sulle praterie di *Posidonia* di Posilipo alcuni esemplari di *Holothuria tubulosa* e di *H. Stellati*. Gl' individui raccolti erano molto contratti bianchicci, per aver perduto la massima parte della loro pelle, e pure senza intestini.

Crostacei. Fra questi Artropodi solo poche specie di Decapodi brachiuri viventi sul fondo arenoso littorale furono maltrattati dalla cenere, e perirono in numero rilevante d'individui.

Avendo con una gangamella il 17 Aprile pescato su tale fondo, al largo della Stazione Zoologica, raccolsi morti: *Carcinus maenas* (14 individui), *Portunus holsatus* (17) e varii *P. arcuatus*.

Gl' individui raccolti viventi erano molto indeboliti o mutilati di parecchi piedi toracici, molto probabilmente caduti in seguito ad autotomia determinata dall' ambiente sfavorevole.

Avendo aperti alcuni esemplari di questi trovai le branchie in parte annerite da cenere, la quale riempiva anche lo stomaco e

l' intestino. Nei giorni antecedenti i pescatori avevano pure raccolti numerosi esemplari morti delle medesime specie su tutta la costiera di Posilipo. Anche nelle praterie di *Posidonia* si raccolsero varie *Maja verrucosa* pure morte per l' azione della cenere.

Molluschi. I Lamellibranchi che vivono sotterrati nei fondi arenosi littorali soffrirono immensamente per lo strato di cenere che man mano si accumulò deponendosi sul fondo.

Verso il 10 Aprile e giorni seguenti le reti a strascico (tartanella, gangamella) ed i rastrellari raccolsero insolitamente grande quantità di *Cardium tuberculatum*, *Ca. aculeatum* e *Cytherea chione*. Ciò costituiva un fatto eccezionale perchè i detti Bivalvi ordinariamente si pescano solo col »rastrello«, specie di draga affidata ad una lunga asta di legno, che penetra nel fondo e raccoglie la sabbia con i Molluschi che vi si contengono. Questa abbondante pesca, eccezionale anche per il rastrello, si spiega facilmente perchè questi animali che vivono sotterrati, in conseguenza della cenere che si depositava sul fondo, lasciarono i loro nascondigli e cercarono di guadagnare lo strato di nuova formazione dove si adagiarono; ciò che rese la loro cattura molto più facile.

Quantunque sullo strato di cenere essi potevano meglio respirare, pure le loro condizioni peggiorarono assai, sia per trovarsi più direttamente a contatto con la cenere che continuava a cadere, sia per la grande sterilità da questa prodotta sul fondo.

Il giorno 12 Aprile alle specie enumerate si aggiunse pure il *Solen siliqua*, che parimenti si raccolse in grande abbondanza, mentre per lo innanzi se ne pescavano solo pochi esemplari. La pesca continuò così varii giorni ancora, ed in certe località, come sul fondo arenoso fuori il Granatello (Portici) in un giorno se ne pescarono circa 4 quintali; ma poi gradatamente la più parte degli animali che si raccoglievano erano di già morti ed in disfacimento, cosicchè verso il 20 del mese i tre quarti della raccolta erano rappresentati dalle sole valve vuote. Anche il *Cardium paucicostatum*, il *Solecurtus strigillatus*, il *Solen vagina* e varie specie di *Tapes* furono molto danneggiati, e pure ne morirono un gran numero.

L' azione deleteria della cenere sui Bivalvi si fece sentire per fino lungo la spiaggia di Bagnoli, ove sul fondo sabbioso si trovarono morte quantità enormi di *Donax trunculus*. Da osservazioni ripetute risulta che la morte di questi Molluschi avvenne per asfissia perchè le particelle di cenere sospese nell' acqua, mosse insieme a questa dalle ciglia vibratili, penetrarono nei fori delle lamine inter-

branchiali obliterandoli. In moltissimi animali poi osservando le branchie al microscopio era facile constatare che la più parte del lume interno dei vasi branchiali era zeppo di cenere minutissima.

Durante l'intervallo di tempo fra il 12 e la fine di Aprile assai sovente si trovarono morti alle superficie del mare numerosi esemplari di *Sepia officinalis*. Nel mattino del giorno 16 i pescatori della Stazione Zoologica usciti per la raccolta del Plancton ne pescarono 5 individui morti, galleggianti, che in parte erano già mangiati da pesci.

Pesci. La mortalità fra i Pesci determinata dalla cenere caduta, salvo poche eccezioni, fu di pochissima importanza.

Il 13 Aprile si raccolsero morti e galleggianti alla superficie i primi esemplari di *Apogon rex mullorum* che fin dal giorno 10 insolitamente si pescarono a dozzine dalle reti a strascico sui fondi arenosi e fangosi di Mergellina.

Ho detto insolitamente perchè ordinariamente questo pesce si pesca solo nell' estate e con le »nasse« fra gli scogli della Gajola, distanti alcuni chilometri da Mergellina, e fra quelli della scogliera del Porto militare.

L' *Apogon* non resiste ai freddi invernali perchè costantemente tutti gli esemplari che nell' estate si raccolgono in una vasca dell'Acquario, muojono non appena l' acqua di mare raggiunge i 12°. Nel mare, durante l' inverno, questi pesci spariscono del tutto, nè si è dato mai il caso di pescarne; sicchè finora ci era ignoto se essi emigrano altrove, oppure si nascondono in modo da sfuggire a qualunque apparecchio da pesca. Per conseguenza la loro cattura con reti a strascico che strisciano sui fondi molli è molto importante per la biologia dell' *Apogon*, perchè lascia supporre che con molta probabilità essi durante l' inverno si sprofondano nella sabbia o nel fango, rimanendovi nascosti finchè la temperatura favorevole permette loro di nuotare per recarsi a scopo di riproduzione nelle dette località; infatti il loro periodo riproduttivo coincide con i mesi caldi.

Senza dubbio gli esemplari pescati con le reti a strascico furono costretti, come molti altri pesci sotterrati, dalla cenere caduta a lasciare il loro nascondiglio invernale, e data l' oscurità causata dalla cenere in sospensione nell' acqua di mare, essi non potettero raggiungere la loro abituale luogo di dimora, e perciò finirono in parte col morire.

Nel medesimo periodo furono pure raccolti alla superficie varii

esemplari di *Atherina hepsetus*, e le gangamelle sovente dal fondo arenoso tiravano su varii esemplari di *Mullus barbatus*, ridotti al solo scheletro, e numerosi individui morti di *Solea monochir, lutea* e *impar* fra i tanti che ancora vivevano, e che insolitamente si pescavano in grande quantità.

Il 19 Aprile le mareggiate pel forte vento di S. W. spinsero al secco, tanto sulla spiaggia di Posilipo che in quella del piccolo porto di Mergellina, un grandissimo numero di *Amphioxus lanceolatus*, in massima parte morti o morenti. Il loro colore era diventato di un bianco opaco e molti avevano la cavità branchiale zeppa di cenere.

Questo fatto prima d'allora mai osservato, anche dopo terribili tempeste, evidentemente fu determinato pure dall'azione della cenere; perchè avendo bene osservato gli animali al microscopio, potetti riscontrare che la cenere contenuta nella cavità branchiale, aveva in gran parte sfaldato l'epitelio vibratile, impedendo così le funzioni normali respiratorie. Gli animali da ciò indeboliti ed alterati uscirono dalla sabbia, dove vivono sprofondati, per cercare ambiente più favorevole; ma non potendo lottare contro il movimento del mare furono travolti dalle correnti e spinti al secco dove morirono.

Animali di fondo che per l'azione della cenere non ebbero esito letale.

Il giorno 10 Aprile essendosi pescato con la tartanella sul fondo detritico di Mergellina, fui molto sorpreso di trovare fra il materiale raccolto una quantità di specie non mai catturate con questa rete, e che ordinariamente si pescano con draghe speciali, che in parte per il loro peso penetrano nel fondo dove esse vivono. Tali specie erano le seguenti: *Cytherea rudis* (23 esemplari), *Pandora rostrata* (72 es.), *Corbula gibba* (91 es.), *Cardium papillosum* (18 es.), *Dentalium dentalis* (27 es.), *Alpheus ruber* (13 es.), *Halla parthenopea* (3 es.), *Echinocyamus pusillus* (63 es.). Di una certa importanza è la cattura in tal numero di quest'ultimo Echinide, il quale di solito si raccoglie in pochissimi esemplari e sovente non si riesce a trovarlo.

Come nel caso dei Bivalvi più grossi, che in gran parte perirono, questi ed altri animali quando si formò lo strato di cenere lasciarono l'abitazione sotterranea per guadagnare la superficie del fondo, ove facilmente furono raccolti dalle reti a strascico.

Fo seguire un elenco di tali animali:

Antozoi. Due specie di Actinie, la *Cereactis aurantiaca* e

l'*Ilyanthus parthenopeus*, la prima, che vive sprofondata nella sabbia, e la seconda nel fango, lasciando visibile solo la corona dei tentacoli, furono per molti giorni raccolte a dozzine dalle reti a strascico.

Vermi. Fra i Vermi solo varii Anellidi e Gefirei vennero al disopra del fondo tali: *Halla parthenopea*, *Nephthys scolopendroides*, *Glycera siphonostoma*, *Sipunculus nudus* e *tesselatus*.

Echinodermi. Come ho di già detto più avanti, l' *Echinocyamus pusillus* fu trovato in grande abbondanza; il *Phyllophorus urna* per un mese di seguito fu pescato numeroso dalla tartanella che pescava sul fondo detritico.

Tutte le *Holothuria tubulosa* e *H. Stellati* che in quantità vivevano nel porto di Nisita, al 13 Aprile e giorni seguenti lasciarono il fondo e si raccolsero al pelo d' acqua sulla muraglia della banchina, dove se ne vedevano ammucchiati delle centinaia. Lo stesso fecero le Oloturie viventi nel piccolo porto di Rendel a Posilipo.

Crostacei. I seguenti Brachiuri che vivono nascosti nella sabbia, furono pescati in grandissima quantità, fin circa la prima quindicina di Giugno, con le gangamelle e con le tartanelle, mentre ordinariamente se ne pescano solo pochi esemplari: *Lambrus angulifrons*, *Ilia nucleus*, *Thia polita*, *Dorippe lanata*.

Fra i Macruri solo l' *Alpheus ruber* si raccolse con le reti a strascico.

Molluschi. I bivalvi, come ho già detto, furono i più danneggiati di tutti dall' azione della cenere. Le seguenti specie si trovarono numerose alla superficie del fondo e furono raccolte dalle reti a strascico: *Cytherea rudis*, *Mactra helvacea*, *Cardium papillosum* e *paucicostatum*, *Pandora rostrata*. Alla spiaggia dei Bagnoli inoltre fu trovata in grande abbondanza la *Venus gallina*.

Nei primi giorni della caduta della cenere con lo stesso mezzo furono raccolti numerosi *Dentalium dentalis*, e nella seconda quindicina di Aprile a centinaia vennero raccolti la *Pleurobranchea Meckelii*, l' *Oscanius membranaceus* e la *Tethys leporina*; quest' ultima però in minor quantità delle altre specie. Fra i Cefalopodi si pescò pure in gran quantità la *Sepiola Rondeletii*; la *Sepia officinalis* e l' *Eledone moschata* anche furono pescate in più gran numero del solito.

Gli *Octopus vulgaris* e *macropus* non soffrirono per nulla e la loro pesca fu normale.

Pesci. Durante i mesi di Aprile e Maggio si raccolsero con tutte le specie di reti a strascico quantità decuple di quelle pescate ordinariamente dei seguenti pesci, che vivono sotterrati o poggiati

sul fondo: *Uranoscopus scaber*, *Gobius jozo*, *Lophius piscatorius*, *Solea impar*, *lutea*, *variegata*, *monochir*, *Rhomboidichthys podas*.

Azione dell' oscurità prodotta dalla cenere sugli animali bentonici.

Sul principio della pioggia di cenere l' oscurità da questa prodotta nel mare determinò in generale sugli animali marini la medesima azione di quella esercitata dalla notte, perchè è appunto di notte che molti animali escono dai loro nascondigli per predare. Conseguentemente, sfruttando queste abitudini di moltissime specie commestibili del nostro golfo, la loro pesca si esercita di notte, quando essa è anche facilitata dal fatto che riesce più facile avvicinarli con gli ordigni da pesca, dei quali, data l' oscurità, non si accorgono.

Quest' azione dell' oscurità si desume dal fatto che i nostri pescatori usufruirono di tale insolita condizione di cose per pescare di giorno, raccogliendo la medesima quantità di pesci, anzi talvolta anche di più per le specie sbandate e sperdute che capitavano nelle loro reti. Per tale ragione le gangamelle raccoglievano durante il giorno grandi quantità di *Sicyonia sculpta*, Peneide notturno che durante il giorno vive sotterrato completamente nella sabbia, di *Nika edulis*, e di varii specie di *Palaemon*, che per sfuggire la luce si nascondono di giorno fra le praterie di Posidonia.

Inoltre le tartanelle che pescano più al largo raccoglievano di giorno moltissimi esemplari di *Squilla mantis*, Stomatopodo tipicamente notturno, e le sciabiche per più giorni pescarono dozzine di chilogrammi della *Sphyraena vulgaris*, che, prima delle pioggia di cenere, raccoglievano solo esclusivamente di notte.

Specie sbandate e sperdute.

L' oscurità e la caduta insistente della cenere produssero in molti animali un certo panico e li spinsero alla ricerca di una zona meno insicura e più favorevole.

Difatti, sovente mi accadde di trovare, ad esempio, specie caratteristiche della zona fangosa nelle reti che pescano lungo la costa, e viceversa, specie della costa raccolte in quelle che pescavano al largo.

Il 22 Aprile furono pescate sul fondo detritico a circa un chilometro dalla spiaggia ed in profondità di 25 metri varii esemplari

di *Callianassa subterranea*, *Gebia littoralis* e *Palaemon squilla*, Crostacei che vivono solamente alla costa e di preferenza in poca acqua.

Una tartanella, pescando al largo della Stazione Zoologica, a circa 600 metri di distanza da terra, raccolse 3 esemplari di *Crenilabrus pavo*, specie che sempre ed esclusivamente vien catturata con le nasse fra gli scogli littorali.

Per parecchi giorni di seguito, e propriamente dal 12 al 20 Aprile, le gangamelle, pescando in vicinanza della costa, raccolsero eccezionalmente numerosi esemplari di *Eledone moschata* e di *Mullus barbatus*, che di solito vi capitano solo per caso, e che in tale quantità ordinariamente si pescano al largo e con altre reti a strascico.

Nel periodo in cui la Sardina sparì dalla zona in cui cadde la cenere le sciabiche pescavano in grande quantità lo *Smaris alcedo*, non mai raccolto nei giorni precedenti all' eruzione. È noto che questi pesci si riuniscono dal Marzo al Maggio in grandissima quantità, per provvedere alla riproduzione, in località al largo e dove vi è una profondità di 50—80 metri. Per conseguenza la loro cattura alla costa, in tal periodo, si può spiegare pel fatto che essi furono costretti a lasciare le suddette località perchè disturbati dalla caduta della cenere, e che sperdutisi per le tenebre da questa prodotte, si avvicinarono alla terra dove furono distrutti dalle reti.

Con la medesima rete a strascico ed anche alla costa si raccolse pure in gran numero il *Gadus minutus*, che ordinariamente vive sui fondi fangosi al largo.

Casi di autotomia determinati dalla cenere caduta.

Idroidi. Le colonie di *Tubularia larynx* che vivono tanto nel Porto mercantile come in quello militare, ed in certa abbondanza, raccolte verso la metà di Aprile avevano perduto in gran parte gl' idranti, mentre quelle raccolte pochi giorni prima dell' eruzione, erano in floridissime condizioni. Questo fatto aumentò gradatamente, finchè il giorno 18 tutte le colonie raccolte erano rappresentate dai soli peduncoli senza nemmeno un solo idrante.

Anche la *Bougainvillia fructicosa* delle medesime località, e l' *Eudendrium racemosum*, che cresce rigogliosamente nel porto di Nisita, avevano perduti completamente tutti gl' idranti.

Insomma ad eccezione della *Podocoryne carnea*, che non fu menomamente danneggiata, tutti gli altri idroidi gimnoblasti si ri-

dussero alla sola ramificazione, sicchè durante il periodo della cenere non fu possibile raccogliere materiale a scopo di studio.

È risaputo che questi animali allorchè le condizioni dell' ambiente si rendono sfavorevoli si liberano autotomicamente dei polipi e restano in istato latente fino a che non si ristabiliscono le condizioni normali. Allora dalle ramificazioni o dal peduncolo per gemmazione si formano dei nuovi polipi e le colonie ripigliano così il loro aspetto normale.

Evidentemente l' azione della pioggia di cenere continuata determinò nelle su menzionate specie l' autotomia degl' idranti come mezzo protettivo. Alla fine di Maggio ed al principio di Giugno di già varie colonie di *Tubularia* e di *Eudendrium* si erano completamente rigenerate.

Invece nessun Idroide campanularide ebbe a soffrire per la caduta delle cenere; e ciò perchè, essendo essi muniti di idroteche, gl' idranti potettero proteggersi contraendosi in queste.

Echinodermi. Ho menzionato a pag. 94 la distruzione dell' *Antedon rosacea* per autotomia causata dall' azione della cenere.

Tunicati. La più gran parte dei Tunicati sfuggì all' azione della cenere chiudendo gli orificii del corpo onde impedirvi l' entrata di essa. Solo la *Distaplia magnilarva* ricorse, per difendersi, ad una specie di autotomia, a cui ricorre solamente dopo il periodo della riproduzione, la quale dura dal Gennaio all' Agosto. Invece, tutte le colonie di *Distaplia* raccolte nella seconda quindicina di Aprile, e cioè durante il periodo della riproduzione, avevano tutta la parte periferica della colonia, che comprende le camere branchiali e gli orifizii dei singoli individui, in pieno disfacimento e zeppa di cenere; alcune poi erano di già incapsulate in una specie d' involucro lucido e levigato, che aveva sostituita la porzione disfatta. In questo speciale stato di vita latente, da me descritta fin dal 1888 [1], rimangono fino alla prossima stagione della riproduzione, nella quale gl' individui si completano per mezzo di gemmazione e rompendo l' involucro riprendono l' aspetto normale.

Sembra che le colonie pescate in Aprile prima d' incapsularsi, abbiano messe in libertà le larve, perchè, sebbene in questo periodo esse ne contenessero in gran numero, pure gli esemplari di già incapsulati non ne contenevano che poche o nulla.

---

[1] Lo Bianco, S., Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 pag. 425.

Casi di emissione d' uova ritardato per la caduta della cenere.

Ho constatato sovente che gli animali della costa durante il periodo della riproduzione, per meglio assicurare la vita della loro prole, emettono le uova solo durante il bel tempo e mai durante l' infuriare della tempesta. Questo fatto ho potuto sovente controllare su due Anellidi sedentarii, molto comuni, e cioè sulla *Polymnia nebulosa* e sull' *Aricia foetida*.

Prima della pioggia di cenere queste due specie aveano dato molto materiale embriologico per il consumo ordinario della Stazione Zoologica, ma non appena la cenere si raccolse sul fondo, cessò completamente la deposizione dei loro tipici nidamenti. Invece tutti gl' individui appartenenti alle medesime specie, su menzionate, che vivevano da tempo nelle vasche del Laboratorio continuarono a deporne. Solamente verso la fine di Aprile s' incominciò a trovare nel mare qualche rare nidamento di *Polymnia* e un po' più tardi pure quelli di *Aricia*.

Così pure gli *Amphioxus* in quest' anno hanno ritardato l' emissione delle uova, che è avvenuta solamente all' ultimo termine del loro periodo di riproduzione, e propriamente al 26 Giugno. Nei giorni antecedenti vi era stato qualche simulacro di deposizione da parte di alcuni individui, ma per mancanza di uno degli elementi sessuali, la fecondazione non ebbe luogo. Negli anni passati con una certa precisione la fecondazione di questi animali avvenne dalla seconda quindicina di Maggio e durò fino alla fine di Giugno. Come si è visto, questa specie ebbe molto a soffrire per la cenere caduta, ed è molto verosimile che questo eccezionale ritardo nella emissione dei prodotti sessuali sia stato conseguenza delle condizioni anomali, nelle quali si sono trovati quest' anno.

Azione della cenere su qualche vegetale costiero marino.

Come ho di già accennato a pag. 79, durante il periodo dell' eruzione tutta la costa del Golfo, per sollevamento del suolo, restò all' asciutto per circa 60 centimetri, di cui solo una ventina venivano bagnati dalla marea durante le ore mattutine. Cosicchè per circa due settimane tutte le alghe come gli animali, che popolavano questa zona, furono completamente coverti dalla pioggia di cenere.

In una escursione eseguita il 16 Aprile per controllare i danni arrecati dalla cenere a questi organismi, notai che tutta la detta

zona era in gran parte di color grigiastro dovuto alla cenere caduta.

Tutte le alghe, fra le quali potetti riconoscere le specie seguenti: *Ceramium tenuissimum*, *Cladophora* sp., *Ulva compressa*, *Gelidium crinale*, *Acanthophora* sp., *Corallina mediterranea* e *Bryopsis plumosa*, erano in gran parte morte ed altre morenti o in disfacimento.

L' *Ulva lactuca* che in quel tempo viveva rigogliosamente formando individui a superficie molto ampia, per effetto della cenere che in parte la covriva, presentava delle zone molto diffuse, il di cui tessuto era mucoso al tatto e non appena si tirava fuori acqua si disfaceva.

Le Fanerogame marine e le Alghe viventi sugli scogli profondi non ebbero a soffrire nessun danno.

Ripristinamento delle condizioni normali.

Solo verso la fine di Maggio l' acqua del Golfo ripigliò le normali condizioni di trasparenza e di colore[1].

La cenere poi caduta sul fondo, in gran parte, andava gradatamente mescolandosi col materiale preesistente, e tanto che non si vedeva più quello strato uniforme e sterile che dava al fondo del Golfo un aspetto triste e fangoso.

Varii saggi di questa cenere raccolti alla fine di Aprile, verso la punta di Posilipo, in profondità variante da 10—30 metri, mostrarono uniformemente che, oltre pochi Foraminiferi viventi e poche valve vuote e piccole di Lamellibranchi, non vi era più traccia di vita.

Invece verso la fine di Maggio ripetuto il saggio nel medesimo fondo, potetti constatare, che la cenere si era in gran parte mescolata con la sabbia ed il fango, e conteneva alla superficie una gran quantità di minuti Crostacei, Anellidi, Molluschi ed altri animali viventi.

Potetti in tal caso pure osservare, che la cenere caduta sul fondo veniva in varii modi utilizzata dagli animali di questo, per farne ricettacoli, tubi e nidamenti. Ad esempio la *Natica Josephinia* aveva costruito il suo tipico nidamento, a forma di scodella senza

[1] Il ritardo del ripristinamento di tali condizioni si deve pure allo scaricamento, lungo la costa da S. Lucia a Mergellina, di una enorme quantità di cenere caduta nella città, avvenuto verso la fine di Aprile.

fondo, per solito fatto di sabbia finissima, con cenere rossiccia, che gli dava un' apparenza molto originale.

Il Plancton pure s' incominciava a raccogliere come di solito ed in quantità normale; sicchè la pesca della Sardina e degli altri pesci pelagici si repristinò regolarmente, e tanto, che i Delfini, che si nutrono di essi, e conseguentemente non si videro mai durante la loro sparizione, ricominciarono a frotte negli ultimi giorni di Maggio, dando una caccia sfrenata alle Sardine, che inseguivano alla superficie dell' acqua, ridiventata chiara e trasparente.

Con tutto ciò i varii fondi su cui cadde la cenere sono ben lungi da contenere la quantità di animali, che vi erano prima dell'eruzione. Tutti i pescatori di reti a strascico si lamentano dell' estrema povertà di tali fondi e credono che occorreranno alcuni anni prima che si ristabiliscono del tutto le condizioni preesistenti.

Contribuzioni allo studio della Phylliroë bucephala Péron & Lesueur.

Ricerche del

Dr. **Nicola Vessichelli.**

Con le tavole 5 e 6.

I. Introduzione.

La *Phylliroë bucephala* fu rinvenuta e descritta la prima volta nel 1810 da Péron & Lesueur, che la raccolsero nelle acque del golfo di Nizza. Per quest' unica specie stabilirono il genere *Phylliroë* che, in seguito ad ulteriori ricerche, si arricchì di altre specie.

Degli osservatori alcuni si limitarono alla descrizione delle forme esterne, altri cercarono piuttosto di indagarne l' intima organizzazione.

Malgrado le diverse ed accurate ricerche sinora pubblicate in proposito, non vi è perfetto accordo su tutti i punti della anatomia di questi animali, specialmente per quanto riguarda il sistema nervoso. La divergenza di vedute ha origine dal fatto che, essendo l' animale trasparente ed offrendo quindi maggior comodità alla osservazione in toto, i diversi organi vennero d' ordinario studiati per trasparenza o più di rado con la semplice dissezione di esemplari conservati in alcool, senza il controllo degli opportuni metodi di tecnica microscopica.

Per consiglio del Prof. Monticelli ho intrapreso perciò nuove ricerche su alcuni punti della organizzazione della *Phylliroë*.

La specie da me studiata è la *Phylliroë bucephala* Péron & Lesueur, e non la *Phylliroë bucephala* Souleyet, che invece è la *Phylliroë atlantica* Bergh.

M' importa di bene assodare la specie sulla quale ho fatte le mie ricerche perchè, non ostante la esatta descrizione del Cantraine e la più precisa determinazione dei caratteri specifici data dal

Leuckart, e sebbene il Bergh prima e dopo il Panceri avessero espressamente fatto rilevare che la specie del Souleyet differiva notevolmente dalla tipica forma di Péron & Lesueur, tuttavia questo errore tassonomico apparisce ancora oggi nel trattato di anatomia comparata del Lang, in cui è riportata, come figura di *Ph. bucephala*, quella della specie studiata dal Souleyet, cioè *Ph. atlantica.*

Gli esemplari avuti in esame provengono dalle acque di Capri e mi vennero cortesemente forniti dalla Stazione zoologica di Napoli già fissati, in parte in acido cromico, in parte in liquido del Flemming debole, in maggior parte in sublimato acetico.

Sulla tecnica da me usata dirò che ho colorato in massa e sulle sezioni, e tra i coloranti ho ricevuto i migliori risultati dal carmallume del Mayer e dall' ematossilina molibdica del Mallory. Con vantaggio sono ricorso talvolta all' ematossilina ferrica dell' Heidenhain, al liquido del Biondi, a quello del Boccardi, alla tionina. Per agevolare la pratica delle dissezioni ho sottoposto gli animali all' azione della miscela macerante dell' Apáthy. Particolari notizie dei metodi seguiti, ove occorra, darò nei singoli capitoli.

II. Sistema nervoso.

1. Riassunto storico.

Péron & Lesueur nella breve illustrazione della loro specie non descrissero nè disegnarono il sistema nervoso. L' Eschscholtz fu il primo a darne notizia nel 1831, in una nuova specie, la *Phylliroë lichtensteinii*, per la quale nel 1825 aveva stabilito il genere *Eurydice.* Egli descrisse il sistema nervoso come constituito da due nodi, l' uno doppio sopraesofageo, l' altro semplice sottoesofageo. Tanto Quoy & Gaimard nel 1832, stabilendo le loro nuove specie (*Ph. amboinensis*, *rubra* e *punctulata*), che il d'Orbigny nel 1835, descrivendo la *Ph. rosea*, riconobbero l' esistenza di quattro ganglii, situati dorsalmente all' esofago; ma sfuggì loro la presenza così del ganglio accessorio, che si trova alla base di ogni rinoforo, come delle commessure sottoesofagee, e del ganglio boccale, e non riconobbero gli organi di senso (occhio e statocisti).

Il Souleyet nel 1839 e dopo nel 1846 diede la prima descrizione sommaria del sistema nervoso e delle statocisti (che denominò otocisti od otoconii) di una specie di *Phylliroë* raccolta nell' Atlantico

che riferì alla *bucephala*, forma più tardi dal Bergh riconosciuta da questa differente e distinta col nome di *Ph. atlantica*.

Il Cantraine nel 1841 non aggiunse nulla di nuovo alla conoscenza del sistema nervoso.

R. Leuckart nel 1851 fece notare che i centri nervosi della *Ph. bucephala* erano rappresentati da un collare esofageo con quattro ganglii tra loro ravvicinati e collocati sulla faccia dorsale dell' esofago, dietro il faringe. Riconobbe e descrisse l' occhio, ma fece originare dai ganglii inferiori e non dai ganglii superiori i due cordoni nervosi (connettivi cerebro-boccali) che vanno ad unirsi col ganglio boccale; ammise inoltre l' esistenza di una sola commessura sottoesofagea. Fece cenno anche della presenza di un plesso nervoso reticolare posto sull' esofago con parecchi piccoli ganglii, i quali in seguito o non sono stati menzionati o vennero addirittura negati dagli altri osservatori.

Nell' anno dopo (1852) il Souleyet diede una nuova e più accurata descrizione del sistema nervoso, accompagnata da buoni disegni; notò le due commessure sottoesofagee nascenti dai ganglii inferiori, i grossi ganglii dei nervi dei rinofori, la vera origine dei connettivi cerebro-boccali dai ganglii superiori, riconobbe il plesso pleuro-pedale, e omologò i diversi costituenti nervosi ai corrispondenti dei Nudibranchi affini. Così interpetrò ogni ganglio superiore come un aggregato di due ganglii, originati dalla fusione di un ganglio cerebrale con un ganglio pleurale, e ridusse in tal modo il sistema nervoso centrale di *Phylliroë* alla forma tipica di quello dei Nudibranchi. Nel 1853 il Leuckart aggiunse una particolareggiata descrizione del modo di terminarsi dei nervi nella cute e nei muscoli.

Nel 1854 il Gegenbaur ed il Müller, in un più completo studio di tutto l' animale, confermarono i risultati delle ricerche del Souleyet e del Leuckart, ma negarono l' esistenza dei piccoli ganglii periesofagei, ammettendone invece uno presso il dotto efferente; aggiunsero pochi cenni sulla struttura istologica dei nervi e dei ganglii.

Nel 1872 e 1873 il Panceri studiò accuratamente le terminazioni nervose, che vanno alla cute e ai muscoli, e rivelò il potere di fosforescenza di speciali cellule sferiche, diposte sulle ramificazioni dei nervi cutanei, che credette cellule nervose, denominandole cellule del Müller, dal suo scopritore, mentre il Leydig, che le aveva in precedenza studiate (1858), le aveva ritenute organi tattili.

Gli altri osservatori posteriori, quali il Costa (1863), il Bergh nelle sue diverse successive pubblicazioni, l' Ihering (1877), il Chun (1889), il Pelseneer (1894), ed il Vayssière (1900) hanno variamente contribuito ad allargare le nostre conoscenze su *Phylliroë*. L' Ihering scoprì un' altra commessura sottoesofagea, la subcerebrale, ed il Pelseneer ne riconobbe e disegnò tre con origine dai ganglii inferiori da lui denominati pedale, parapedale e viscerale. Tutti gli autori hanno cercato inoltre di stabilire con maggior certezza il numero dei nervi, le loro vere origini ed innervazioni, sforzandosi di rintracciarne la più precisa loro omologia.

Il Pelseneer negò lo scambio di fibre nervose tra i due nervi formanti il plesso pleuropedale, ma ammise il semplice accollamento di uno di essi con una delle tre branche dell' altro nervo.

2. Ricerche proprie.

In questo studio io mi sono principalmente avvalso di preparati in *toto*, colorati con ematossilina molibdica del Mallory e rischiarati in olio di bergamotto od in creosoto, ed avevo cura di osservarli evitando la minima compressione per non determinare artificiosi spostamenti dei singoli costituenti del sistema nervoso. Altri esemplari ho trattato con il macerante dell' Apáthy, per poter così per dilacerazione studiare meglio la terminazione dei singoli nervi, e per isolare di poi completamente i ganglii con le relative commessure e tronchi nervosi. Nell' alcool a 90°, nel quale erano conservati gli animali, aggiungevo a mezzo di una pipetta a poco a poco il liquido macerante fino a sostituzione completa dell' alcool; l' operazione va fatta con molta cautela per non maltrattare gli animali, e richiede parecchio tempo; nel macerante rimanevano 24 ore; indi praticavo l' operazione inversa, fino a ritornare all' alcool a 90° per procedere alla dilacerazione. Il materiale fissato in liquido del Flemming non aveva bisogno di altro trattamento speciale, perchè i nervi tinti in bruno dall' azione dell' acido osmico erano distintamente visibili; ma quello fissato in acido cromico o in sublimato acetico avea bisogno di esser colorato con l' ematossilina fosfomolibdica del Mallory. A controllo e sussidio dei risultamenti ottenuti con questi metodi, soprattutto per studiare l' origine reale dei singoli nervi, ho ricorso alle sezioni in serie o di materiale precedentemente colorato in *toto* con la predetta ematossilina

del Mallory o con il carmallume, o a sezioni tinte successivamente con il liquido del Boccardi.

a) Descrizione dei ganglii e commessure.

Il collare esofageo (Tav. 5 Fig. 1, Tav. 6 Fig. 26, 27) è formato da quattro ganglii tra loro accollati e disposti dorsalmente all' esofago, e dalle rispettive commessure, costituendo quelle sottoesofagee più della metà dell' intero anello. Nelle *Ph. amboinensis*, *rubra*, *punctulata* e *rosea* (= *Ph. atlantica*, v. infra a pag. 130) secondo Quoy & Gaimard e il d'Orbigny i gangli si troverebbero alquanto spostati ai lati dell' esofago per la maggior lunghezza della commessura intercerebrale. Il collare esofageo su descritto, mentre negli esemplari molto giovani trovasi applicato contro il bulbo faringeo, negli esemplari adulti, per il successivo allungamento dell' esofago, si sposta alquanto indietro. Dei quattro ganglii, i superiori sono più grandi e di forma quasi sferica, un po' compressi lateralmente; gl' inferiori, laterali rispetto ai primi, e più piccoli di questi, sono piriformi, e stanno in connessione obliquamente per la loro parte ristretta con i margini ventrali delle facce esterne dei ganglii precedenti (Fig. 1, 17—20). Una commessura cortissima ma spessa e larga (commessura sopraesofagea o intercerebrale) riunisce i due ganglii superiori tra loro. Le commessure sottoesofagee sono tre (Fig. 1, 26—29): nessuna di esse è attraversata dal ramo ascendente (cefalico) dell' aorta, nè dalle glandole salivari. Inoltre negli individui giovanissimi si osserva distintamente una commessura interboccale, che scompare del tutto negli adulti, in seguito alla fusione in uno dei due ganglii boccali (Fig. 17).

Delle tre commessure sottoesofagee l' anteriore, subcerebrale (Ihering e Bergh), è più gracile e più lunga: essa parte dalla faccia posteriore ventrale dei ganglii superiori ed è strettamente accollata alla commessura seguente e alle facce interne dei ganglii inferiori, così che difficilmente si riesce a scorgerla e ad isolarla. La si può sicuramente dimostrare servendosi, come ha fatto l'Ihering, di preparati di collari esofagei isolati, completi, nei quali sia stata tagliata la commessura intercerebrale per potere meglio distendere il collare sotto il coprioggetti.

Seguono le altre due commessure, ben distinte tra loro, e ciascuna racchiusa in una guaina propria, entrambe quasi eguali in lunghezza, come osservasi in tutti i Nudibranchi. Esse partono dai margini ventrali ed anteriori dei ganglii inferiori; l' anteriore, commessura pedale,

è la più grossa e corre parallela all' altra posteriore, che è la parapedale del Pelseneer o viscerale dell' Ihering.

Ho fatte molte accuratissime dissezioni per stabilire la presenza o meno di un' altra commessura sottoesofagea, originata dai ganglii inferiori, che il Pelseneer disegna dietro e parallelamente alla commessura parapedale e chiama commessura viscerale. Questa manca assolutamente, nè le molte serie di sezioni condotte allo scopo mostrano traccia di essa. Bisogna notare che il Pelsenèer non si occupa della prima delle commessure innanzi descritte (la subcerebrale, Ihering), e disegna i soli ganglii di destra visti di lato; ciò mi fa sospettare ch' egli non abbia osservato il collare esofageo isolato per intero nel modo che io ho di sopra indicato, la sola maniera con la quale si riesce a rendersi esatto conto di tutte le commessure sottoesofagee e dei veri loro rapporti con i rispettivi ganglii. Io sono del resto convinto che dai gangli inferiori partono solamente due commessure sottoesofagee (pedale e parapedale) ed una sola dai ganglii superiori (subcerebrale), nè posso addebitare a dissezioni mal praticate il non essere riuscito a rendermi conto dell' esistenza di una terza commessura originantesi dai ganglii inferiori. Infatti questi, mostrando le loro basi molto allontanate dai rispettivi involucri connettivali, mettono così in evidenza le origini vere dei diversi nervi prima della loro uscita dall' involucro stesso; dato quindi uno strappamento nella dissezione, io avrei dovuto notare o la lacerazione dell' involucro connettivale del ganglio od a questo attaccato il moncone rimasto nell' interno; ciò che non mi è occorso mai di notare. È probabile che il Pelseneer nella dissezione abbia interpretato per commessura viscerale uno dei rami indipendenti del nervo pedale (Fig. 27, 29) come meglio farò notare in seguito; oppure non essendogli riuscito di vedere il tratto iniziale della commessura subcerebrale dal ganglio superiore, non ne abbia riconosciuta la vera origine. E poichè la detta commessura passa di sotto il ganglio inferiore, avendola osservata anche alquanto spostata dalla posizione ordinaria, ha creduto che questa avesse origine dal ganglio inferiore e l' ha interpretata come commessura viscerale.

Osservo inoltre che il Pelseneer si trova anche in contraddizione, perchè egli, mentre ritiene il ganglio inferiore come ganglio pedale, ed il superiore come ganglio cerebropleurale, fa poi originare la commessura viscerale dal primo (pedale) e non dall' altro (cerebropleurale).

Il Bergh nel suo primo lavoro ammette solamente due com-

messure, una pedale dai ganglii inferiori, ed una che chiama viscerale dai gangli superiori (commessura subcerebrale).

Dopo la pubblicazione delle richerche comparative dell' Ihering, in cui per la prima volta si parla di una commessura subcerebrale, il Bergh in un' altra memoria sembra accettare l' esistenza di tre commessure, subcerebrale, pedale, e viscerale, ma assegna loro origini diverse da quelle riconosciute dall' Ihering; poichè dai ganglii superiori fa derivare tanto la viscerale quanto la subcerebrale, notando espressamente che la prima è sempre libera, mentre l' altra può fondersi in unico cordone con la pedale, restandone talvolta separata solo nel loro tratto di origine. Noto che qui l'Ihering ha chiamato viscerale la commessura parapedale. Quindi si rileva che i diversi osservatori hanno ritenuto per commessura viscerale or la subcerebrale, or quella parapedale, o forse anche un ramo del nervo pedale (Pelseneer). Le varie opinioni sono chiaramente riassunte nel seguente specchietto, nel quale ho cercato di mettere a raffronto le diverse interpretazioni e relativa nomenclatura con le mie osservazioni e quella da me adottata nella esposizione dei fatti.

Nomenclatura delle commessure sottoesofagee.

Souleyet (1848)	Bergh (1873)	Ihering (1877)	Bergh (1884)	Pelseneer (1894)	da me adottata
—	viscerale	subcerebrale	viscerale	—	subcerebrale
parapedale	—	viscerale	subcerebrale	parapedale	parapedale
pedale	pedale	pedale	pedale	pedale	pedale
—	—	—	—	viscerale	—

Tutte e tre le commessure sottoesofagee sono nude e non mandano alcun nervo. Però in un esemplare adulto che presentava le commessure alquanto più spesse, ho potuto osservare che la parapedale era fornita di parecchie cellule nervose (Fig. 22).

Il ganglio stomato-gastrico o boccale, situato sotto l' esofago ed alla base del bulbo faringeo, quindi innanzi al cingolo dei centri nervosi principali (Fig. 1, 17, 21, 26, 27), circa la metà di un ganglio inferiore per grandezza, presenta una forma di un' ellissoide un po' compressa nel senso antero-posteriore; in parecchi individui adulti il margine anteriore era lievemente intaccato (Fig. 16) o addirittura strozzato nel mezzo (Fig. 17). In tutti gli individui giovani esso è costituito da due ganglii distinti, riuniti da una corta

commessura interboccale. Perciò si è autorizzati a ritenere l' unico ganglio boccale degli adulti come il risultato della fusione dei due ganglii boccali primitivamente separati nei giovani, epperò omologhi ai corrispondenti di tutti gli altri Nudibranchi.

b) Descrizione dei diversi nervi e commessure.

1. Nervi che nascono dal ganglio superiore o cerebropleurale (cerebro-viscerale).

N. del rinoforo (Fig. 1, 17, 21, 26, 27). È il più grosso di tutti gli altri, e nasce dalla parte anteriore della faccia superiore di ogni ganglio cerebropleurale. Dopo aver spiccato dalla parte interna un corto ramo, che va alla guaina del rinoforo (n. vaginale) e nelle parti anteriori del tegumento cefalico vicino, si reca direttamente alla base del rispettivo rinoforo dove si rigonfia in un grosso ganglio (ganglio del rinoforo). Dal quale ganglio, oltre a parecchi piccoli ramuscoli che vanno alla cute circostante, si originano due grosse branche le quali, attraversando il rinoforo, danno lungo il loro decorso un grande numero di sottilissimi ramuscoli che terminano nel tegumento. Il nervo vaginale (Fig. 19, 29), come già l' Ihering ha osservato, nasce talvolta separatamente dal nervo del rinoforo. In un esemplare ho osservato partire da uno dei ganglii del rinoforo tre grossi nervi paralleli invece di due come negli altri esemplari. Ho constatato anche nella *Phylliroë* la tendenza alla formazione dei ganglii accessorii (all' origine delle branche dei nervi dei rinofori) che è una delle caratteristiche dei Nudibranchi.

N. cefalico anteriore o 1° nervo cefalico (Fig. 17—27). Nasce di lato al precedente, si spinge fino al labbro superiore, mandando parecchi rami al tegumento periboccale anteriore.

N. cefalico posteriore o 2° nervo cefalico (Fig. 17—27). Nasce un po' al disotto dell' omonimo anteriore, e, percorrendo lateralmente il faringe, raggiunge il tegumento anteriore della massa boccale e le labbra. Presso la base del faringe questo nervo manda un ramo fornito di un piccolo gruppo di cellule ganglionari, il quale a sua volta emette parecchi sottilissimi nervi. Ciò osservasi solo per il lato destro.

Talvolta ho veduto che questo ramo del nervo cefalico posteriore destro s' unisce per un' anastomosi col nervo latero-boccale. Da questa anastomosi partono allora due rami che si suddividono in rami minori e percorrono lateralmente il faringe. Ciò non verificasi per il ramo che parte dal nervo di sinistra, il quale si biforca e dà rami alle parti laterali del tegumento della massa boccale.

Connettivo cerebroboccale (Fig. 1, 17, 21, 26). Nasce posteriormente dal margine ventrale del rispettivo ganglio superiore, e, decorrendo da dietro in avanti e da sopra in sotto, facendo ginocchio, corre lateralmente all' esofago, e subito dopo s' inserisce al margine esterno del ganglio stomato-gastrico.

Prima commessura sottoesofagea o subcerebrale (Fig. 1, 17, 26—29). Essa nasce dalla parte anteriore del margine ventrale del ganglio, presso il connettivo cerebroboccale, decorre lungo la faccia mediana del ganglio inferiore, indi parallelamente e strettamente accollata alla commessura pedale, circonda l' esofago.

Nervo della statocisti o nervo acustico degli autori (Fig. 17—21, 26—29). Piccolo e corto, nasce lateralmente dalla parte posteriore del ganglio e va ad una grossa statocisti sferica.

Nervo laterale (Fig. 1, 17, 19—21, 26—29). Parte dal margine posteriore del ganglio, ventralmente, presso il nervo precedente (n. della statocisti). Il destro poco dopo la sua origine si divide in tre branche: a) dorsale (n. palleale anteriore), che manda rami alla parte laterale e dorsale della cute della regione anteriore dell' animale; b) media (n. palleo-viscerale propriamente detto), la più lunga e la più grossa, che nel suo decorso secando di lato il tratto dorsale dello stomaco, corre diritto verso dietro fin presso il principio della coda; essa manda solo numerosi rami dorsali che vanno al tegumento laterale e dorsale, ai ciechi epatici dorsali, al cuore ed al sacco renale; c) ventrale (nervo gastrico-dorsale), che per mezzo di una corta e spessa anastomosi s' unisce al nervo genitale, concorrendo in tal modo alla costituzione del plesso pleuropedale di figura irregolarmente poligonale, in mezzo al quale trovasi allogata la statocisti (Fig. 1, 17, 19—21, 26—29). Questa branca ventrale dopo il punto di anastomosi con il nervo genitale si dirige verso la curva dorsale dello stomaco e là si suddivide in tre rami, uno dei quali va alla vicina cute e gli altri allo stomaco.

Noto che costantemente la branca media del plesso del lato destro è più spessa delle altre due e le branche partono dal medesimo punto, sicchè sembra che la branca media, continuazione del tratto d' origine del nervo laterale, mandi due rami, uno dorsale (n. palleale anteriore) ed uno ventrale (n. gastrico dorsale). La detta branca media talvolta dal punto d' origine delle altre due branche, e talvolta dopo od anche prima di detto punto, manda un sottile ramo che corre lateralmente allo stomaco, va verso la curva ventrale di questo, indi lungo l' intestino retto fino all' ano. Questo

(n. viscerale di destra) presenta due piccoli ganglii, uno presso la parte posteriore dello stomaco, e l' altro sul punto d' origine del dotto comune dei ciechi epatici ventrali.

Il nervo laterale di sinistra, pur avendo la medesima origine e costituendo un omologo plesso pleuropedale, manda invece dopo la sua origine un nervo che passa al disotto della statocisti e che, attraversando obliquamente lo spazio limitato dal plesso stesso, incrocia il tronco stesso anastomotico ed innerva lo stomaco. Detto nervo che può ritenersi come esclusivo dei ganglii di sinistra non è stato riconosciuto dagli osservatori precedenti. Spesse volte esso (n. viscerale di sinistra) nasce indipendentemente dal nervo laterale, e può credersi omologo al nervo viscerale del lato destro (Fig. 19, 27—29). Il nervo laterale di sinistra poi dà prima la branca ventrale, indi continua per un tratto indiviso, e si biforca nelle altre due branche, media e dorsale. Esse mostrano tutte, contrariamente a ciò che si osserva per quelle di destra, quasi il medesimo spessore.

Infine dette anastomosi sono talvolta poco sviluppate, e quindi facilmente si può credere che vi sia un semplice accollamento di due nervi, come ha affermato il Pelseneer in *Phylliroë* ed in *Dendronotus* per combattere l' opinione di Herdman & Clubb, i quali ammisero l' esistenza di detto plesso in *Dendronotus* concludendo che un certo numero di fibre pedali passassero nel nervo che va ai cerati, e che quindi questi siano di natura pedale.

Le pareti della guaina connettivale dei due nervi (n. gastrico dorsale e nervo genitale) nel punto di unione si continuano e si ripiegano sul piccolo tratto anastomotico, in guisa da dare sempre, anche quando il tratto manca, un accenno dell' esistenza dell' anastomosi. Altre volte la parte prossimale della branca ventrale sembra continuarsi direttamente col tratto anastomotico, mostrando la medesima grossezza. Dal loro punto d' unione nasce il tratto distale della branca ventrale, formando, alla sua origine, uno sviluppato tratto triangolare come appunto osservasi nell' *Aplysiella* fra i Tectibranchi. In alcuni casi lungo il tronco anastomotico vi sono delle cellule nervose.

2. Nervi che nascono dal ganglio inferiore.

Nervo genitale (Fig. 1, 17, 19—21, 26—29). Nasce dal margine posteriore del ganglio, e, dopo essersi unito per mezzo di anastomosi con una delle branche del n. laterale, corre lungo l' esofago e poi, innervando la cute laterale, va lungo il margine ventrale dello stomaco e

termina, ramificandosi, nelle gonadi. Quello di destra si biforca presso la massa genitale, e col suo ramo più corto innerva il pene e gli altri annessi dell' apparecchio genitale, come appunto si osserva nella *Marionia*, nella quale il detto nervo del lato sinistro similmente innerva i tegumenti laterali. Che il nervo in parola sia veramente il genitale è confermato, oltre che dalla sua innervazione, anche dalla presenza di piccoli gruppi di cellule ganglionari in un suo ramuscolo che accompagna il dotto efferente, come per primo osservò il GEGENBAUR, essendo anche risaputo che la esistenza di gangli accessorii lungo i nervi genitali è una delle caratteristiche dei Nudibranchi. Dimodocchè il pene della *Phylliroë* è da ritenersi una formazione pedale, come negli Streptoneuri o Prosobranchi, secondo ha fatto rilevare il BOUVIER, e come negli Opistobranchi, secondo le osservazioni del PELSENEER.

Siccome poi il detto nervo genitale nasce dal ganglio inferiore e propriamente dalla porzione sua più prossima al ganglio superiore, facilmente a debole ingrandimento in alcuni casi sembra che esso nasca dal ganglio cerebropleurale, come fu creduto dal SOULEYET, e ultimamente dal BERGH, ciò che giustificherebbe l' opinione dell'IHERING che il pene non fosse una formazione pedale. Ma così dall' esame in toto come dalle sezioni in serie, mi risulta chiaramente che la sua origine, sia apparente che reale, è dal ganglio pedale; è quindi da considerarsi come nervo pedale, come è appunto pedale il suo omologo del medesimo plesso negli altri Opistobranchi. Nell' *Aplysiella* ciò vedesi chiaramente, essendo i tre gangli distinti fra loro. È stato poi dimostrato dal BOUVIER che nello stesso *Buccinum* citato per ciò dall' IHERING, il nervo peniale è di natura pedale, e altrettanto ha dimostrato il PELSENEER nel *Goniodoris*, e nella *Polycera*, in cui si credeva il pene innervato dal ganglio pleurale.

Nervo pedale posteriore o Nervo lungo pedale (Fig. 1, 17–21, 26—29). Nasce posteriormente dal margine ventrale del ganglio, e percorre tutto il corpo dell' animale fino all' estremità della coda, parallelamente alla branca media (nervo palleo-viscerale) del nervo laterale. Esso è più lungo di tutti gli altri nervi e altresì è l' unico che dà molti rami nervosi ai muscoli della coda. Dal solo lato ventrale, e quindi inversamente di ciò che succede per la branca media del nervo laterale, manda numerosi rami alla cute e ai muscoli della regione ventrale del corpo. Tra quei rami è degno di nota il primo che si suddivide in molti secondarii,

i quali innervano l' ispessimento cutaneo del margine ventrale, nettamente localizzato, che trovasi dietro il così detto collo dell' animale. Lo sviluppo di detto ramo è in connessione con lo sviluppo di detto ispessimento cutaneo. Difatti in un esemplare molto grande, in cui l' ispessimento era invisibile ad occhio nudo, detto ramo in corrispondenza era poco sviluppato e fornito appena di qualche ramuscolo.

In altri esemplari in cui detto ispessimento era tanto considerevole da essere facilmente osservato ad occhio nudo, il nervo relativo non solo era più grosso ma fornito di molti rami secondarii che si distribuivano tutti nella detta formazione cutanea. Ciò vale tanto per il lato destro che per il lato sinistro. Questo nervo può presentare alcune anomalie; talvolta il primo ramo nasce molto vicino all' origine del nervo pedale posteriore ed è di uguale spessore di questo, sicchè quest' ultimo sembra in quel punto biforcato. Ciò può verificarsi per uno dei lati o per tutti e due. Altre volte lo si vede nascere dal ganglio inferiore, indipendentemente.

In un esemplare poi, mentre il primo ramo del nervo pedale posteriore del lato sinistro nasceva indipendentemente da questo dal ganglio inferiore, quello del nervo pedale posteriore del lato destro mostrava la biforcazione vicinissima al margine del ganglio subito dopo l' uscita dalla membrana connettivale di questo. Nel medesimo esemplare si vedeva accanto a questa branca nascere indipendentemente un piccolo nervo che trovavasi solo al lato sinistro. Esso, dopo aver mandato un piccolissimo ramo al collo, andava ad innervare l' ispessimento cutaneo, e potrebbe omologarsi al nervo pedale medio delle Tritonie sia per l' origine che per la sua terminazione.

Il nervo pedale posteriore, allorchè è separato dal suo primo ramo, non ne presenta alcun altro prima di passare sotto la massa genitale. È da notare che quello di destra passa presso gli orifizii genitali dove, dopo il primo ramo, ne manda altri. Tanto il nervo pedale destro che quello sinistro mandano numerosi rami ai ciechi ventrali e a tutta la regione ventrale dell' animale.

Il nervo pedale posteriore fu interpetrato dall' Ihering come nervo genitale, invece fu omologato al vero nervo pedale dal Souleyet e ultimamente anche dal Bergh; esso corrisponde al grande nervo pedale posteriore delle Tritonie.

Seconda commessura sottoesofagea o commessura para-

pedale. Parte dal margine ventrale del ganglio tra il nervo pedale posteriore e la commessura pedale.

Terza commessura sottoesofagea o commessura pedale. Nasce pure dal margine ventrale del ganglio, innanzi alla commessura precedente.

Nervo pedale anteriore. Questo nervo, dall' IHERING considerato come nervo pedale, nasce ventralmente dal margine anteriore del ganglio, esternamente alla commessura precedente. Esso si dirige dapprima verso il collo, poi si divide in due rami, uno dei quali, più corto, va alla cute vicina, l' altro indiviso e con percorso parallelo al margine ventrale del corpo, va ad innervare il principio dell' ispessimento cutaneo (piede). Questo nervo corrisponde al nervo pedale anteriore dei Nudibranchi affini.

Nervo latero-boccale. Parte dal margine ventrale del tratto ristretto del ganglio pedale; esso, dopo essersi diviso in due, manda sottili rami al tegumento laterale della massa boccale. Non è stato visto dai precedenti osservatori. Mentre quello di sinistra si biforca e racchiude tra le sue due branche il primo ramo del secondo nervo cefalico, cioè del nervo cefalico-ventrale, quello di destra si dirige obliquamente in sotto ed in avanti da incrociare il secondo nervo cefalico, indi, dopo essersi unito presso il faringe per mezzo di un' anastomosi col detto nervo, va lateralmente alla massa boccale.

3. Nervi che partono dal ganglio stomato-gastrico.

Dal ganglio boccale o stomato-gastrico, oltre i connettivi cerebro-boccali che partono dai margini esterni, si originano altri sei nervi, quattro dal margine anteriore e due dal margine posteriore.

Dagli estremi del margine anteriore partono due grossi nervi n. radulo-salivari) che vanno lungo la parete inferiore del faringe. Presso l' inizio dei condotti delle glandole salivari essi si dividono in tre grossi e corti rami: di questi, due si curvano bruscamente e penetrano subito nella muscolatura vicina insieme al condotto salivare e, dopo aver accompagnato questo per un certo tratto nell' interno della massa linguale, innervano quest' ultima con le loro ramificazioni, ed il terzo ramo si curva verso la glandola salivare dove manda alcuni ramuscoli. Dimodocchè i due primi possono dirsi rami linguali o radulari, il terzo ramo salivare. Internamente, dallo stesso margine del ganglio, partono altri due nervi (nervi faringei) meno grossi dei primi, i quali nel medesimo modo, un po' più in-

nanzi dei nervi radulo-salivari, penetrano nei muscoli del faringe. Dal margine posteriore del ganglio nascono poi altri due nervi (n. esofagei) che, dopo esser passati a lato dell' esofago descrivendo un' elica a spire allontanate (Fig. 1, 27), formano al disopra dello strato muscolare un grazioso reticolo peristomacale a grandi maglie losangiche, le quali diventano più strette alla parte inferiore dello stomaco, ove presentano diversi gruppi cellulari, alcuni dei quali sono relativamente grandi (Fig. 24, 25). Eccetto il Bergh, che ne fa un accenno, nessun autore ha osservato l' esistenza di tale disposizione dei nervi intorno allo stomaco. Il Leuckart ha parlato solo di un reticolo con parecchi ganglii intorno all' esofago, che venne negato dal Gegenbaur; in un sol caso ho osservato un piccolo ganglio sull' esofago. Questo sviluppo dello stomato-gastrico non si ritrova attorno allo stomaco nella maggior parte dei Nudibranchi. Nella *Phylliroë* pare esso non sia in rapporto con l' esistenza di un' armatura stomacale interna, che manca come ho constatato; ma la presenza dei ganglii accessorii nella parte inferiore dello stomaco è piuttosto da ritenersi in relazione con una maggiore contrattilità di questa porzione dello stomaco (v. infra pag. 126).

4. Struttura del sistema nervoso.

Riguardo alla struttura istologica dei ganglii voglio notare solamente che il ganglio superiore mostra una disposizione particolare delle sue cellule nervose (Fig. 15), giacchè, invece di essere ordinate perifericamente ed ugualmente intorno alla massa centrale fibrillare, esse sono distribuite in modo da sembrare di essere sulla linea di un' ellissi alquanto strozzata presso una delle sue estremità. Dimodocchè si può dividere il ganglio in un lobo superiore maggiore, in cui sono cellule piccole, ed un lobo inferiore minore, in cui sono cellule relativamente molto più grandi. Ciò invece non verificasi per il ganglio inferiore. Questa disposizione prova che il ganglio superiore risulta dalla fusione di due ganglii (ganglio cerebrale, ganglio pleurale), e che il ganglio inferiore corrisponde al solo ganglio pedale. Avvalora questa conclusione l' osservazione del Bergh, che in un esemplare di *Phylliroë* notò uno strozzamento esterno del ganglio superiore ed una bipartizione del tratto ristretto con cui il ganglio inferiore si unisce a quello superiore. Sicchè questo tratto ristretto può omologarsi al connettivo cerebropedale e pleuropedale fusi insieme. Bisogna notare che nella *Berthella* (*Pleurobranchus*) *edwardsi*, in cui il sistema nervoso centrale ha

molte somiglianze con quello della *Phylliroë bucephala*, si trovano costantemente separati i detti connettivi; e nella *Tritonia hombergi*, in cui si vede chiaramente il ganglio superiore diviso in due lobi, esistono anche i detti connettivi molto corti e separati da una piccola fessura.

Dal fatto che in *Phylliroë* la prima commessura sottoesofagea nasce appunto dal lato maggiore, e che mostra tutti i caratteri della commessura subcerebrale degli altri Opistobranchi, si deduce ch' essa è da considerarsi veramente tale come appunto ha già sostenuto l'Ihering. Mentre la seconda commessura, nascendo dal ganglio inferiore, che è il ganglio pedale, deve ritenersi come parapedale e non come viscerale. In ultimo se si fa un confronto fra il sistema nervoso di *Tritonia hombergi*, di *Marionia blainvillea*, di *Acanthopsolis* (*Facelina*) *coronata*, e quello dell' esemplare anomalo di *Phylliroë bucephala* da me più volte ricordato (Fig. 18), facilmente si rileva una perfetta uguaglianza di comportamento, e dippiù risulta che i due connettivi pleuro-viscerali, formanti la commessura viscerale dei primi, corrispondono ai nervi viscerali della *Phylliroë*.

5. Conclusioni.

1. Ogni ganglio superiore è la fusione di due ganglii, di quello cerebrale corrispondente al suo lobo anteriore più sviluppato, e di quello pleurale, corrispondente al suo lobo posteriore meno sviluppato.

2. Il ganglio boccale unico è omologo ai due ganglii degli altri Nudibranchi.

3. Nel sistema nervoso della *Phylliroë bucephala* v' è una grande tendenza alla formazione di ganglii accessorii (es. ganglii dei rinofori, ganglio del nervo genitale, ganglii del reticolo peristomacale, ganglii dei nervi viscerali).

4. Esistono 4 commessure o 5 se si considera anche la commessura interboccale. Di queste commessure, una è sopraesofagea (commessura intercerebrale), le altre tre sono sottoesofagee (commessura subcerebrale, commessura pedale, commessura parapedale).

5. Manca completamente una commessura viscerale.

6. Nessuna delle commessure sottoesofagee, nè i connettivi cerebro-boccali sono attraversati dal ramo cefalico dell' aorta, nè dalle glandole salivari.

Le commessure sono nude, però quella parapedale talvolta presenta delle cellule ganglionari.

7. Le fibre della parte ristretta del ganglio inferiore, che

corrisponderebbero a quelle del connettivo cerebro-pedale, mandano un nervo (nervo latero-boccale), come avviene in altri Opistobranchi.

8. Esiste un plesso pleuropedale, talvolta del tutto simile a quello delle Tritonie e dell' *Aplysiella* e dei Gimnosomi. Si constata in questo plesso un' anastomosi non veduta dagli altri osservatori.

9. Il plesso di destra e quello di sinistra differiscono costantemente per alcuni caratteri (es. esistenza di un nervo che lo taglia obliquamente, ecc.).

10. I nervi mostrano tendenza alla fusione.

11. Il nervo genitale, nascente dal ganglio pedale, innerva il pene (che è quindi di natura pedale).

12. I nervi pedali sono poco sviluppati, sopratutto l' anteriore.

13. Esiste uno sviluppato sistema nervoso stomato-gastrico, composto di un ganglio unico (= due ganglii) con due nervi radulo-salivari, con due nervi faringei e con due nervi esofagei, e di un reticolo peristomacale a larghe maglie losangiche fornito di ganglii accessorii. Talvolta esiste anche un ganglio esofageo.

14. Il sistema nervoso della *Phylliroë bucephala* è evidentemente eutineuro e notoneuro.

III. Rudimenti del piede.

La regione ristretta del corpo della *Phylliroë* che segue al capo è stata dagli autori designata col nome di collo; dietro di questo, nel margine ventrale, si nota sempre un evidente ispessimento cutaneo di forma ovale, lungo 2—3 mm., che ad occhio nudo si distingue facilmente per il suo colore bianchiccio. Esso termina a livello del principio della massa genitale, un po' innanzi al cieco antero-ventrale (Fig. 1, 28—30). Quantunque questa regione caratteristica del margine ventrale sia stata notata da quasi tutti gli osservatori pel fatto che ad essa trovasi attaccata nella maggioranza degli esemplari una piccola e caratteristica idromedusa, la *Mnestra parasitica*, pure l' ispessimento in questione non è stato da alcuno particolarmente studiato nella sua struttura. Appena incidentalmente il Chun nella sua *Phylliroë trematoides* lo descrive come un processo a mo' di ventosa con il quale l' animale aderiva a colonie di *Halistemma*. Ed il Günther nota brevemente che la gola della *Phylliroë bucephala* è invariabilmente distinta per lo speciale sviluppo di cellule glandolari anche in individui sui quali sembra non si sia mai attaccata la *Mnestra*.

Questo ispessimento, colorato coll' ematossilina di Mallory e

schiacciato sotto un coprioggetti in modo da poterlo vedere di fronte anzicchè di lato (Fig. 6), mostra nel mezzo un solco che incomincia anteriormente ristretto e finisce posteriormente slargato. Dalla parete interna di questo solco si elevano parecchie sporgenze della cute, a mo' di increspature irregolari e tortuose, separate da infossamenti lineari anch' essi irregolari. Per rendermi più preciso conto della forma e struttura di questo organo ne ho fatto sezioni trasversali, colorate in diverso modo (coll' ematossilina del Mallory, col carmallume del Mayer, con la tionina, col liquido del Boccardi). Come dimostrano le figure, nei primi tagli trasversali anteriori (Fig. 8) l' epitelio dell' ispessimento, continuazione di quello del corpo, pur rimanendo unistratificato, diviene cilindrico e si fa più alto e nell' atto di ripiegarsi per formare il solco s'ingrossa in due labbra. Nel fondo di questo si abbassa ed i suoi elementi si trasformano in piccole cellule cigliate, tra le quali sboccano numerose glandole unicellulari (Fig. 10). Nelle sezioni successive il solco si vede slargato e più approfondito, e l' epitelio vibratile si solleva in un certo numero di pieghe comprese tra le due labbra dello ispessimento (Fig. 9).

Nelle sezioni posteriori le labbra si avvicinano fra loro, si saldano determinando un piccolo cul di sacco delimitato da epitelio ciliato (Fig. 7). Un simile cul di sacco, ma meno accentuato, si scopre anche nella parte anteriore. Le cellule glandolari del solco pedale sono piriformi, piccole relativamente a quelle delle altre parti del corpo. Hanno lungo e stretto collo che si distingue nettamente dalla parte rigonfiata della cellula. Il loro nucleo, provvisto di nucleolo, è grosso ed è quasi sempre spinto verso il fondo. Con le colorazioni specifiche (tionina secondo il metodo dell' Hoyer, muciemateina e mucicarminio del Mayer) risulta che sono glandole mucipare. Esse somigliano grandemente nella loro struttura agli elementi della glandola pedale del *Gastropteron meckelii*, ed a quelli della glandola impari che sta nella suola pedale dei Prosobranchi. Ciò mi autorizza a concludere che l' assieme di queste cellule mucipare si può senz' altro omologare ad una glandola pedale.

Considerando che, come ho di sopra largamente dimostrato, detto ispessimento è innervato dai nervi pedali, logico è il dedurre che esso per la sua struttura e per la sua innervazione possa considerarsi di natura pedale. Quindi anche nella *Phylliroë*, come in tutti gli altri Nudibranchi, esiste un rudimento del piede, rappresentato da detto ispessimento, come è stato già riconosciuto nel *Glaucus*.

Dalle osservazioni dell' André sulla *Ctilopsis picteti* sembra che vi sia in questa specie una glandola pedale (pag. 74) per quanto egli non lo affermi categorigamente, anzi neghi formalmente l' esistenza del piede nella diagnosi del genere e della specie (pag. 72). Ciò lascia supporre che un rudimento del piede possa trovarsi anche in questa specie come negli altri Phylliroidi.

IV. Glandole cutanee (pretesi embrioni di *Mnestra parasitica*).

Nella metà posteriore della *Phylliroë* si trovano speciali gruppi cellulari sul valore morfologico e fisiologico dei quali vennero emesse molte e differenti opinioni. E ciò deve attribuirsi al fatto che la maggior parte degli osservatori si sono accontentati di un esame superficiale ed hanno tratto le loro conclusioni per analogia con altri simili gruppi cellulari esistenti in animali affini, o si son fatti guidare da preconcetti in appoggio delle proprie interpretazioni.

Il D'Orbigny li credette organi speciali di respirazione. Il Müller li considerò come apparati glandolari, ma li ritenne in correlazione con la funzione respiratoria, non avendo potuto trovare nella *Phylliroë* organi respiratorii speciali, come negli altri Nudibranchi. Il Leuckart, pur facendolo con riserva, credette più naturale di considerare queste formazioni come accumuli nutritivi paragonabili al corpo grasso degli Artropodi. Il Gegenbaur e il Müller, facendone un esame obbiettivo, limitato però alla semplice dissezione, le dichiararono glandolari, senza specificarne la natura, pur notando che il loro contenuto veniva ad intorbidarsi con l' acido acetico. Il Bergh, pur osservando che non gli era riuscito di riconoscere il tubo escretore comune alle cellule di ciascun gruppo, veduto dal Leuckart e disegnato dal Müller e dal Gegenbaur, accettò l' opinione di questi ultimi, ma nel 1892 aggiunse che lo sviluppo di questi organi doveva forse avere un rapporto con la riduzione del sistema renale, che nella *Phylliroë* è rappresentato da un semplice sacco. Tale interpretazione fu da lui avvalorata dal fatto che anche nella *Caliphylla*, come ebbe a dimostrare con le sue ricerche il Trinchese, l' organo centrale renale è ridotto, ed esistono delle cellule glandolari sparse in tutto il corpo, contenenti acido urico. Recentemente (1902) il Günther in un lavoro sulla *Mnestra parasitica*, pur citando il lavoro del Müller e del Gegenbaur senza neppure discuterne le conclusioni, credette di riconoscere nelle suddette formazioni della *Phylliroë* delle morule di queste Idromeduse. La singolare interpretazione del Günther, le precedenti contraddizioni, mi spinsero

a sottoporre a nuovo esame col sussidio della moderna tecnica i gruppi cellulari delle *Phylliroë bucephala.*

Questi gruppi cellulari appariscono ad occhio nudo come piccole macchie biancastre, raccolte costantemente tanto a destra che a sinistra in due distinte zone; l' una in sopra del cieco postero-dorsale, e l' altra in sotto del cieco postero-ventrale (Fig. 1). Nè nella regione codale nè nella metà anteriore del corpo ed ancora meno in prossimità del piede si constata la presenza di un solo di questi cumuli. Esaminati a forte ingrandimento in esemplari, preparati in toto (Fig. 2), qualunque sia il metodo usato, detti gruppi cellulari si vedono costituiti da parecchie cellule più o meno sferiche, il cui numero varia costantemente da un minimo di tre fino ad un massimo di venticinque. Il loro protoplasma è granuloso e contiene un grosso nucleo eccentrico sferico con uno a tre grossi nucleoli. Molti gruppi presentano delle cellule con protoplasma più o meno profondamente vacuolato, ridotto talvolta ad un sottilissimo strato periferico (Fig. 5).

Osservando lembi di cute staccati dall' animale questi gruppi cellulari si presentano come altrettante sferette pendule, e parecchi di essi lasciano chiaramente vedere un peduncolo sottile relativamente lungo per mezzo del quale sono attaccati alla cute (Fig. 3).

Le sezioni trasversali e sagittali di esemplari, comunque fissati e colorati (ematossilina acetica dell' Ehrlich, ematossilina del Mallory, emallume e carmallume del Mayer, liquido del Boccardi, ematossilina ferrica) confermano la già descritta struttura dei gruppi cellulari e fanno riconoscere in tutte le masse del gruppo una zona periferica dove sono respinti i nuclei ed una zona chiara centrale dalla quale talvolta può sorprendersi l' origine di un sottilissimo e corto canalino, che si continua come scavato nel peduncolo di attacco, quando questo esiste, per sboccare all' esterno tra due cellule epiteliali cilindriche; queste si distinguono dalle altre della cute per essere molto più alte e per avere un nucleo più grosso (Fig. 3 e 4). I trattamenti usati e le reazioni ottenute mi autorizzano a considerare i gruppi cellulari di *Phylliroë* come glandole mucose pluricellulari. Un primo fatto che si oppone ad interpretare questi gruppi cellulari come giovani morule è la costante mancanza di figure cariocinetiche. Sembra davvero strano che in centinaia e centinaia di morule in processo di segmentazione, nella massima attività moltiplicativa, non si sia mai potuto sorprendere, nemmeno dallo stesso Günther, qualche piastra equatoriale od un amfiastro o un doppio spirema. Io affermo

anzi che il loro nucleo presenta sempre la struttura di un nucleo in riposo. Alla progressione numerica dei blastomeri di 2, 4, 8, 16, 32, affermata dal Günther, io oppongo le mie osservazioni, dalle quali risulta che nulla è più variabile che il numero delle cellule di ciascun gruppo, il cui limite di 32 mi sembra già esagerato. In conformità a quanto avea già osservato il Gegenbaur ho anche io notato un' esilissima membrana anista avvolgente tutto il gruppo, ciò che parla contro la concezione del Günther. E che tali elementi sono glandolari e non stadi evolutivi della medusa è confortato ancora dal fatto che il Rawitz descrive gruppi cellulari del tutto simili, esistenti nella cute di *Pleurobranchus meckelii*, e di natura certamente mucosa.

Il Günther non adduce in favore della sua concezione teoretica nessun valido argomento, anzi in una parte del suo lavoro sembra esitante alquanto nell' ammetterla. Qui è da notare che egli non cerca di rendersi conto in qual modo le uova deposte dalla *Mnestra* penetrino nella *Phylliroë* nel punto di elezione ammesso per l' attacco a *Phylliroë* della *Mnestra*. Dal fatto che i più giovani individui di *Phylliroë* sembrano per lo più essere privi di *Mnestra*, e non così quelli adulti, egli deduce che, sebbene il numero di giovani meduse, ecceda di molto quello delle *Phylliroë*, solo poche arrivano ad attaccarsi al detto nudibranco in alto mare. E poichè non sono state catturate *Mnestra* libere nuotanti in quantità notevole, il Günther pensa che la deposizione delle uova fecondate non avvenga nell' acqua, e che perfino la fecondazione si compia nel corpo della *Phylliroë*. In favore di questa supposizione afferma di aver riconosciuti nella *Phylliroë* corpi che avevano grande somiglianza con spermatociti e spermatozoi; formazioni che altro non sono che cellule connettivali, come furono del resto già considerate dal Leuckart. In conformità di queste interpretazioni egli ammette anche la possibilità che le uova fecondate si sviluppino poi in planule, le quali si aprirebbero la via fuori del corpo della *Phylliroë* sia prima che dopo la sua morte, divenendo libere per un certo tempo per attaccarsi poi, sia già divenute adulte od anche prima, ad altre *Phylliroë*, ove completerebbero il loro sviluppo.

In base a queste due interpretazioni il Günther deduce che la *Mnestra* si serve della *Phylliroë* per nutrirsi e possibilmente per nutrire le sue cellule germinali ed i suoi giovani embrioni e che la *Phylliroë* si avvale della *Mnestra* come mezzo di difesa: perciò l' associazione di questi due animali è da considerarsi come una sim-

biosi piuttosto che un vero parassitismo, e che quindi erroneamente detta *Mnestra* è chiamata *parasitica*.

In quanto all' assenza di questi cumuli cellulari nei giovani individui, notata dal GÜNTHER, essa è soltanto apparente; questi cumuli, essendo meno sviluppati e di minore dimensione, pur mostrando l' identica apparenza di morule, difficilmente si arrivano a scorgere nei giovani individui non opportunamente colorati ed osservati in toto con lenti a debole ingrandimento.

Due altri fatti appoggiano ancora la critica alle conclusioni del GÜNTHER. Il FEWKES, in un lavoro dimenticato dal GÜNTHER, a proposito della *Mnestra parasitica* fa notare che ciascuno dei quattro tubi radiali presenta a metà della sua lunghezza uno slargamento sacciforme, nel quale non è improbabile che si sviluppino i giovani individui, e nel quale la larva passerebbe i primi stadii; supposizione certo più logicamente attendibile e corrispondente alla biologia delle idromeduse.

Ed è anche importante il notare nel caso nostro che la *Mnestra* non si attacca solamente alla regione pedale della *Phylliroë*, ma, come osserva e disegna lo stesso FEWKES, può trovarsi anche fissata alla regione caudale dell' animale

Non è poi la sola *Mnestra* che si attacca alla *Phylliroë* o viceversa, perchè il CHUN riferisce di aver veduti individui di *Ph. trematoides* attaccati ad animali pelagici, e cioè a colonie di *Halistemma*.

V. Apparato digerente.

1. Glandole boccali.

Nella parte mediana delle cellule connettivali e delle fibre muscolari labiali si osserva un cumulo di grosse cellule glandolari molto sviluppate rispetto alle altre cellule glandolari (Fig. 13). Esse sono ammassate in sotto dell' epitelio interno del labbro, che ivi mostrasi molto alto in confronto dell' epitelio esterno. Queste cellule (Fig. 11, 12) sono piriformi a collo largo e non nettamente diviso dalla parte rigonfiata della cellula. Hanno un grosso nucleo, sferico, talvolta anche falcato, a contorno molto netto, e provvisto di uno o due nucleoli. Il nucleo è quasi sempre addossato al fondo della cellula. Il protoplasma si mostra di aspetto molto spongioso. Presso l' estremità distale del collo di dette cellule si osservano spesso gruppi di grossi granuli giallognoli, che sono specialmente addensati presso lo strato epiteliale interno del labbro, dove appunto le cellule glandolari vanno

a terminarsi coi loro colli tra le cellule epiteliali. Questi gruppi cellulari, non prima da altri riconosciuti e descritti, sono da considerarsi a mio avviso omologhi alle glandole labiali o boccali degli altri Gasteropodi, da non confondersi con le glandole del labbro del piede, dette anche da alcuni autori glandole labiali. Versano dunque il loro secreto nello spazio ch' è tra le labbra e le mascelle.

2. Funzionamento dello stomaco.

Funzionando lo stomaco come una pompa aspirante per le forti e brusche dilatazioni e successive sue contrazioni, i residui della digestione, avvenuta in massima parte nei lobi epatici, si precipitano dal lume dei lobi stessi nella cavità gastrica per entrare poi nell'intestino. Che la digestione avvenga principalmente nei lobi epatici nella *Phylliroë bucephala*, come è stato osservato e studiato in altri Opistobranchi da P. Enriques (1902), è dimostrato dal fatto che, cibandosi detto animale di vegetali marini, si trovano nella cavità dei suoi ciechi epatici dei residui di alghe più o meno modificati e dei granuli di clorofilla che si constatano pure nelle cellule dell' epitelio.

Il Souleyet più volte, osservando esemplari vivi di *Phylliroë bucephala*, ha visto che il loro stomaco si riempie sovente d' acqua e che questo liquido risale in seguito nei ciechi epatici senza passare nell' intestino, quasi, egli dice, una valvola chiudesse l' entrata di questo canale, e che, dopo aver soggiornato un certo tempo nei ciechi, quest' acqua è cacciata al di fuori per la contrazione successiva di questi organi dello stomaco.

È da notare ancora che l' epitelio ciliato dello stomaco vicino al cieco epatico superiore mostra un' introflessione tubulare sporgente nella sua cavità e continua lungo quasi tutto l' intestino in modo da restringerne di molto la cavità.

3. Ciechi epatici.

Tra i diversi esemplari di *Phylliroë* da me esaminati, ne ho osservati tre che avevano i tubi (ciechi) epatici posteriori con dei piccoli diverticoli. Nel più giovane di essi se ne notavano uno esterno al cieco postero-dorsale, ed anche uno esterno ed uno interno nel cieco postero-ventrale, tutti e tre i diverticoli posti innanzi al caratteristico strozzamento dei ciechi posteriori. Nel secondo esemplare esisteva un solo diverticolo quasi presso l' estremità del cieco postero-ventrale verso fuori. Nel terzo esemplare si osserva-

vano due diverticoli, uno esterno ed uno interno al cieco postero-ventrale, dietro il suo strozzamento. Inoltre, come il FISCHER ha notato che nelle Eolidi adulte, il lobo destro del fegato sbocca per un canale sempre unico sul lato destro del tubo digerente in avanti del punto in cui nasce l' intestino, così anche nelle *Phylliroë* ho osservato che costantemente uno dei lobi epatici (lobo ventrale) nasce con un solo canale, mentre l' altro (lobo dorsale) nasce con due canali distinti, anteriormente all' instestino. In un solo esemplare poi ho notato la completa atrofia del cieco epatico dorso-cefalico.

VI. Sistematica.

Il genere *Phylliroë* fu dapprima collocato dal PÉRON e dal LESUEUR tra gli Pteropodi; di poi dal LEUCKART fu messo fra gli Eteropodi; il RANG lo ascrisse al gruppo degli Acefali d' allora e propriamente tra i Bifori nella famiglia delle Salpe, ritenendolo affine ai moderni Tunicati. Il SOULEYET, che per il primo riconobbe le sue vere affinità, lo classificò nel gruppo dei Nudibranchi; fu seguito dal LEUCKART che nelle sue memorie mise ancora in evidenza altri caratteri che convalidavano le conclusioni del SOULEYET, non divise dal MACDONALD che avvicina le *Phylliroë* ai Pteropodi.

Questa prima incertezza nel determinare la posizione tassonomica della *Phylliroë* si spiega coll' osservare che questo genere o non presenta distintamente i caratteri che servono di base ai diversi sistemi di classificazione proposti per il tipo dei Molluschi o ne manca del tutto. Quindi le sue vere affinità, sfuggite ai primi osservatori, sono state messe in rilievo dal SOULEYET allorchè questi, esaminando l' organizzazione interna di parecchi Gasteropodi, e tra questi delle *Phylliroë*, scoprì molti rapporti tra l' organizzazione interna delle *Phylliroë* con quella dei Gasteropodi nudibranchi. In base alle osservazioni del VAN BENEDEN e del NORDMANN sullo sviluppo delle Eolidi e dei *Tergipes*, rassomiglianti nei primi tempi della loro vita alle *Phylliroë* per la tarda comparsa delle appendici branchiali dopo quella degli abbozzi del fegato (organo che più esattamente vien detto glandola digerente), ed alle ricerche dell' ALDER e dell' HANCOCK, che illustrarono dei Nudibranchi nei quali i ciechi epatici non s' insinuano nelle appendici respiratorie esterne, ma si ramificano solamente nella cavità viscerale (disposizione che concorda con l' assenza delle branchie) il SOULEYET dimostrò, fondandosi sulla loro struttura e sulle connessioni col tubo digerente, l' esatto valore morfologico e fisiologico dei quattro ciechi che partono dal tubo intestinale, consi-

derati erroneamente dal PÉRON e dal LESUEUR come branchie, e ritenuti come lobi del fegato dal BLAINVILLE, il quale li omologò ai ciechi epatici dei Nudibranchi. Le conclusioni del SOULEYET sono state confermate dalle osservazioni di H. FISCHER (1891) sullo sviluppo del fegato nei Nudibranchi. La posizione sistematica assegnata dal SOULEYET al genere *Phylliroë* fu accettata dal MÜLLER, dal GEGENBAUR, dallo SCHNEIDER, dal COSTA, dal PANCERI, dal PELSENEER, dal VAYSSIÈRE, dall' IHERING e dal BERGH, che studiarono la *Phylliroë*.

Lo SCHNEIDER (1858) in un suo lavoro sullo sviluppo di *Phylliroë*, per quanto molto incompleto, riconobbe altri caratteri, ricavati dalla ontogenesi, i quali, escludendo ogni affinità con i Pteropodi, confermano quella con i Nudibranchi. Egli dà una descrizione della larva di *Phylliroë* del tutto simile a quella dei Gasteropodi. Osserva sin dal terzo giorno dopo la deposizione delle uova, una corona orale semplice, e nel quarto giorno la formazione del velo; constata l' esistenza d' un guscio univalve e del muscolo retrattore dorsale, e l' assenza delle tre corone cigliari secondarie e trasversali che si osservano nelle larve dei Pteropodi e Gimnosomi, che perdono la conchiglia nel corso dello sviluppo.

Esaminando poi i rapporti che la *Phylliroë* presenta con gli altri Nudibranchi, si rilevano parecchie somiglianze con le Tritonie, cioè: 1° ano ed orifizio renale laterali (destri) spinti posteriormente; 2° cuore asimmetrico con ventricolo a destra della linea mediana; 3° radula molto larga simile a quella della *Scyllaea*; 4° appiattimento laterale; 5° riduzione del rene in un sacco non ramificato, e sua scomparsa totale nel genere *Acura*; 6° condotto genitale diaulo e condotto femminile non biforcato; 7° fegato contenuto nella massa viscerale; 8° sistema nervoso sullo stesso tipo, ma differente da quello delle Tritonie solo per la maggiore concentrazione (sparizione dei connettivi cerebropedali e cerebropleurali, e per l' assenza della commessura viscerale, e simile specialmente a quello di alcune Tritonie (*Dendronotus*) e di alcuni Tectibranchi (*Aplysiella*) per la presenza di un plesso pleuropedale; 9° commessura parapedale e commessura pedale di lunghezza uguale, chiuse in guaine distinte, senza nervo parapedale; 10° nervi pedali, nervo genitale, ganglii stomato-gastrici simili a quelli che si osservano nella *Marionia*; 11° graduale spostamento, durante lo sviluppo, peri-esofageo; 12° tendenza alla formazione di parecchi ganglii accessorii (gangli olfattivi e ganglii genitali); 13° esistenza di un rudimento di piede rappre-

sentato da un ispessimento cutaneo ventrale racchiudente la glandola pedale caratteristica dei Nudibranchi.

Da quanto ho innanzi esposto risulta che la *Phylliroë* annoverata fra i Nudibranchi va ravvicinata (Pelseneer) alle Tritonie, le quali offrono le maggiori affinità con i Tettibranchi, e non possono ascriversi alle Eolidi, come pretende l' Ihering. Esse, seguendo il Bergh, debbono (con le *Acura*) costituire la distinta famiglia delle Phylliroidae.

Quantunque il Bergh, fondandosi sulle sue osservazioni personali e su quanto era noto per gli studii dei precedenti ricercatori, avesse raccolto in un quadro sistematico tutte le forme conosciute di Phylliroidi, attribuendo a ciascuna i relativi caratteri generici e specifici, credo utile di riassumere di nuovo in breve i caratteri della famiglia, dei generi e delle specie, sia perchè nelle diverse sue pubblicazioni lo stesso Bergh ha apportate aggiunte e modifiche al quadro da lui proposto, e nuovi lavori sono stati poi pubblicati su altre forme di Phylliroidi, sia perchè le mie proprie ricerche rendono necessarie altre modifiche ed una più precisa sinonimia delle specie di *Phylliroë* oggi conosciute.

Famiglia Phylliroidae (Bergh).

Psilosomata, Blainville, 1825 pag. 484.
Phylliroidae, Bergh, 1873 pag. 210.

Corpo foliaceo, molto appiattito lateralmente.

Capo distinto, abbastanza grande, proboscidiforme, con due lunghi rinofori.

Tentacoli labiali nulli.

Senza branchie; respirazione cutanea.

Piede rudimentale (o nullo *Ctilopsis?*) rappresentato dallo ispessimento ventrale che trovasi dietro al collo (*Phylliroë*). Bulbo boccale voluminoso, simile a quello delle Pleurophyllidiidae. Mandibole lamellose, oblunghe e forti con margine o processo masticatorio armato di piccolissimi denti pettinati; possono essere anche molto ridotte. Lingua alta e libera con radula, costituita da numerose file di denti; dente mediano (rachiale) con cuspide allungato, denticolato ai suoi due lati: denti laterali (pleure) non molti, debolmente denticolati dall' una e dall' altra parte.

Apparato digerente (glandola digerente) con tre o quattro (due dorsali e due ventrali) ciechi epatici a forma di sacco, non ramificati. Ano laterale (destro) o dorsale.

Organo renale mediano, sacciforme, non ramificato, con orifizio escretore laterale o assente.

Gonadi ermafroditiche in numero vario (da 2 a 6); pene conico armato. Collare esofageo costituito da due ganglii cerebro-palleali, uniti per una brevissima commessura sopraesofagea (intercerebrale) e per una lunga commessura sottoesofagea (subcerebrale) e da due ganglii pedali accollati ai precedenti e riuniti tra loro da due lunghe commessure sottoesofagee (parapedale e pedale). Non esiste commessura viscerale. Commessure nude; non attraversate dal ramo cefalico dell' aorta, nè dalle glandole salivari. Un plesso pleuropedale. Un ganglio boccale ovale unito ai ganglii cerebro-palleali per due connettivi cerebro-boccali.

Occhi sui margini esterni dei ganglii cerebro-palleali molto distinti per trasparenza attraverso i tegumenti; statocisti voluminose poste sui ganglii pedali, presso i connettivi cerebro-pedali.

La famiglia comprende i tre generi seguenti:

a) con sacco renale.

Phylliroë PÉRON & LESUEUR 1810 p. 65, pl. 2, fig. 1—3; = *Eurydice* ESCHSCHOLTZ 1825 Tav. 5, fig. 6; = *Philyrine* MENKE 1844 p. 77.

Corpo che può considerarsi formato da tre regioni, una anteriore, cefalica, una media ed una posteriore codale. La media di forma ovale è molto alta ed è unita per mezzo di un breve collo all' anteriore, che è in forma di testa di bue, ed alla posteriore che è nettamente distinta da essa per la presenza di due concavità dorsale e ventrale, che la rendono relativamente bassa, con apice troncato. — Capo ben distinto proboscidiforme, con due lunghi rinofori contrattili, semplici ed in parte retrattili in una guaina rudimentale, lunghi e sottili, indipendenti alla base. Piede rudimentale. Quattro ciechi epatici (due dorsali e due ventrali). Ano laterale (a destra). Sacco renale molto vasto con poro a destra.

Le specie di questo genere si riducono a due solamente:

Phylliroë bucephala PÉRON & LESUEUR l. c. tav. 3, fig. 1—3; CANTRAINE 1841 pag. 44.

Sacchi epatici curvati, quelli posteriori coartati nel mezzo. Gonadi ermafroditiche biancastre inferiormente; sempre in numero di due. Habitat: Mediterraneo, Oceano Atlantico.

Phylliroë atlantica Bergh.

Sinonimi: *Ph. bucephala* Souleyet (Atlantico); *Ph. rosea* d'Orbigny

(Pacifico); *Ph. lichtensteinii* Eschscholtz (Pacifico); *Ph. punctulata* Quoy & Gaimard (Pacifico); *Ph. rubra* Quoy & Gaimard (Oceano indiano); *Ph. amboinensis* Quoy & Gaimard (Oceano indiano).

Sacchi epatici non curvati; quelli posteriori non coartati nel mezzo. Gonadi ermafroditiche inferiormente per lo più castagne, in numero da 2—6. Habitat: Oc. Atlantico, Oc. Pacifico, Oc. indiano.

Ctilopsis E. André.

Capo non nettamente distinto, tozzo. Rinofori corti e grossi, subconici, riuniti alla loro base. Regione codale breve, larga, posteriormente bruscamente troncata. Piede? (nullo, ANDRÉ). Tre ciechi epatici (due posteriori ed uno anteriore, ANDRÉ). Ano marginale dorsale. Sacco renale con poro a destra. Occhi distinti. Gonadi ermafroditiche in numero di tre.

Ctilopsis picteti E. ANDRÉ 1906 pag. 72 pl. 1.

Cieco epatico anteriore molto breve, posteriori rettilinei paralleli. Una delle gonadi ermafroditiche fra i ciechi posteriori, l' altre due fra il cieco epatico posteriore ventrale ed il margine ventrale del corpo. Habitat: Amboine.

Ctilopsis (*Phylliroè*) *trematoides* CHUN 1889 pag. 546. Habitat: Canarie.

b) senza sacco renale.

Acura H. & A. Adams 1855.

Regione codale del corpo allungata e filiforme; mancanza del sacco renale. (Piede?)

Acura lanceolata Bergh.

Habitat: Filippine, Oc. Pacifico.

Acura pelagica H. & A. Adams.

Habitat: Atlantico.

E prima che io termini la relazione di queste mie ricerche sento il dovere di dimostrare la mia riconoscenza verso il Prof. MONTICELLI, che ha diretto questo mio lavoro, e verso il Dott. TAGLIANI che m' ha guidato nella tecnica microscopica.

Bibliografia.

1896. **André, E. 1.** Mollusques d'Amboine. Voyage de M. Bedot et C. Pictet dans l'Archipel Malais. in: Revue Suisse Z. Tome 4 pag. 395—405 pl. 17.

1906. —— **2.** Supplément aux Mollusques d'Amboine et description d'un nouveau genre de la famille des Phyllirhoïdes. ibid. Tome 14 pag. 71 pl. 1.

1871. **Bergh, R. 1.** Beiträge zur Kenntniss der Mollusken des Sargassomeeres. in: Verh. Z. Bot. Ges. Wien 21. Bd. pag. 1273 Taf. 11—13.

1873. —— **2.** Malacologische Untersuchungen. in: Semper, Reisen Archipel Philipp. Wiesbaden 2. Th. 2. Bd. pag. 213—246 Tav. 25—30.

1884. —— **3.** Report on the Nudibranchiata collected during the Voyage of H. M. S. Challenger. in: Rep. Challenger Pt. 26.

1890. —— **4.** Die cladohepatischen Nudibranchier. in: Z. Jahrb. Abth. Syst. 5. Bd. pag. 1—75.

1892. —— **5.** Malacologische Untersuchungen. in: Semper, Reisen Archipel Philipp. 2. Th. 2. Bd. pag. 647—1165.

1899. —— **6.** Nudibranches et *Marsenia* provenant des campagnes de la Princesse Alice (1891—1897). in: Rés. Camp. Sc. Monaco fasc. 14 45 pag 2 Taf.

1900. —— **7.** Die Opisthobranchier. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland) (1896—1897). in: Z. Jahrb. Abth. Syst. 13. Bd. pag. 207 Taf. 19—21.

1905. —— **8.** Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition. in: Siboga Exp. Leiden Monogr. 50 248 pag. 20 Taf.

1825. **Blainville, H. M. Ducrotay de. 1.** Manuel de malacologie et de conchyliologie. Paris.

— —— **2.** Malacozoi. in: Dizionario di scienze Naturali compilato da varii professori del giardino del Re e delle principali scuole di Parigi. Prima trad. Firenze.

1841. **Cantraine, F.** Malacologie méditerranéenne et littorale. in: Nouv. Mém. Acad. Bruxelles Tome 13.

1889—93. **Carus, V.** Prodromus Faunae Mediterraneae Vol. 2 Stuttgart.

1899. **Chun, C.** Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise 2. Abth. in: Sitzungsb. Akad. Berlin pag. 546.

1863. **Costa, A.** Sulla *Filliroe bucephala*. in: Rend. Accad. Sc. Napoli Anno 2 pag. 110.

1836. **Cuvier, G.** Le Règne animal; 3ème édit. Bruxelles Tome 2.

1901. **Enriques, P.** Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 15. Bd. pag. 281.

1825. **Eschscholtz, J. F. 1.** *Eurydice*. in: Isis pag. 737 Taf. 5 fig. 6.

1834. —— **2.** *Eurydice*. ibid. p. 267.

1884. **Fewkes, J. W.** Notes on American Medusae. in: Amer. Natural. Vol. 18 pag. 195—198 6 Figg.

1891. **Fischer, H.** Sur le développement du foie chez les Nudibranches. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 112 pag. 1268.

1901. **Günther, R. T. 1.** The Anatomy of *Phylliroe*, the Coelenterata Plankton, and certain Coelenterata (Preliminary Account). in: Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 70. Meet. pag. 789.

1903. **Günther, R. T. 2.** On the Structure and Affinities of *Mnestra parasites* Krohn; with a revision of the classification of the Cladonemidae. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 16. Bd. pag. 35 Taf. 2, 3.

1900. **Hescheler, K.** Mollusca. in: Lang, Lehrb. vergl. Anat. wirbellos. Thiere.

1877. **Jhering, H.** Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig.

1882. **Lamarck, J. B.** Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres. Paris Tome 7.

1851. **Leuckart, R. 1.** Über den Bau und die systematische Stellung des Genus *Phyllirho.* in: Arch. Naturg. 17. Jahrg. 1. Bd. pag. 139 Taf. 2.

1853. —— **2.** Nachträgliche Bemerkungen über den Bau von *Phyllirho.* ibid. 19. Jahrg. 1. Bd. pag. 243.

1855. **Macdonald, J. D. 1.** Observations on the anatomy and affinities of the *Phyllirrhoë bucephala*, Pér. in: Proc. R. Soc. London Vol. 7 pag. 363; Mag. Nat. Hist. Vol. 15 pag. 437.

1855. —— **2.** Observations sur l'anatomie et les affinités du *Phyllirrhoë bucephala* Pér. in: Institut Tome 23 pag. 446.

1844. **Menke, K. T.** Zur ältesten Geschichte der Mollusken. in: Zeit. Malak. 1. Jahrg. pag. 73.

1853. **Müller, H.** Bau der *Phyllirrhoë.* in: Zeit. Wiss. Z. 4. Bd. pag. 335.

1854. **Müller, H., & C. Gegenbaur.** Über *Phyllirrhoë bucephalum.* ibid. 5. Bd. pag. 355 Taf. 29.

1835—43. **Orbigny, A. de.** Voyage dans l'Amérique méridionale. Vol. 5. Mollusques. Paris pag. 180—184 Pl. 20.

1873. **Panceri, P.** Intorno alla luce che emana dalle cellule nervose della *Phyllirrhoe bucephala.* in: Atti Accad. Sc. Napoli Vol. 5 N° 14.

1894. **Pelseneer, P.** Recherches sur divers Opisthobranches. in: Mém. Cour. Mém. Sav. Etrang. Acad. Bruxelles Tome 53 157 pag. 25 Pl.

1810. **Péron, J., & C. A. Lesueur.** Histoire de la famille des Mollusques Ptéropodes. in: Ann. Mus. H. N. Paris Tome 15.

1844. **Philippi, R. A.** Fauna Molluscorum regni utriusque Siciliae Vol. 2.

1829—1834. **Quoy, J. R. C., & P. Gaimard.** Zoologie. Vol. 3. in: Voyage de la corvette l'Astrolabe, exécuté par ordre du roi pendant les années 1826—1829. Paris 1833 pag. 403 Pl. 27.

1887. **Rawitz, B. 1.** Die Fußdrüse der Opisthobranchier. in: Abh. Akad. Berlin 31 pag. 2 Taf.

1898. —— **2.** Die Fußdrüse von *Gasteropteron Meckelii* Kosse. in: Internat. Monatsschr. Anat. Phys. 15. Bd. pag. 199 2 figg.

1858. **Schneider, A.** Über die Entwickelung der *Phyllirhoe bucephalum.* in: Arch. Anat. Phys. pag. 35 Taf. 3.

1846. **Souleyet, M. 1.** Anatomie des genres *Glaucus, Phyllirhoe* et *Tergipes.* in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 22 pag. 473; Institut Tome 14 pag. 92.

1852. —— **2.** Zoologie. in: Voyage autour du monde de La Bonite. Paris.

1856. **Verany, G. B.** Catalogo degli animali invertebrati marini del Golfo di Genova e Nizza: Guida di Genova.

1888. **Vayssière, A. 1.** Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du golfe de Marseille. 2e partie. Nudibranches. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 3 No. 4 160 pag. 7 Tav.

1900—1901. —— **2.** idem. ibid. Tome 6 pag. 94.

Spiegazione delle tavole 5 e 6.

Lettere comuni a tutte le figure.

a. anastomosi del plesso laterale.
ao. aorta.
c. cuore.
c. cute.
c.c.b. connettivo cerebro-boccale.
c.co. cellule connettivali.
c.e.d. cieco epatico dorsale.
c.e.v. cieco epatico ventrale.
c.i.c. commessura intercerebrale.
c.g. cavità della glandola pedale.
c.gl. cellula glandolare.
c.n. cellula nervosa.
co.gl. condotto glandolare.
c.p. commessura pedale.
c.p.p. commessura parapedale.
c.s.c. commessura subcerebrale.
e. esofago.
ep.c. epitelio cilindrico.
ep.p. epitelio pedale.
g. ganglio.
g.c.v. ganglii cerebro-viscerali.
g.d.r. ganglio del rinoforo.
g.e. gonade ermafroditica.
gl.p. glandola pedale.
g.m. glandole mucose.
g.p. ganglio pedale.
g.s.g. ganglii stomato-gastrici.
i.gl. infossamento glandolare.
l.gl. lacuna glandolare.
m.g. massa genitale.
n. nucleo.
n.c.v. nervo cefalico ventrale.
n.c.d. nervo cefalico dorsale.
n.d.r. nervo del rinoforo.
n.e. nervo esofageo.
n.f. nervo faringeo.
n.g. nervo genitale.
n.g.d. nervo gastrico dorsale.
n.l. nervo laterale.
n.l.b. nervo latero-boccale.
n.o. nervo ottico.
n.p. nervo pedale.
n.p.a. nervo palleale anteriore.
n.pd.a. nervo pedale anteriore.
n.p.m. nervo pedale medio.
n.p.p. nervo pedale posteriore.
n.p.v. nervo palleale ventrale.
n.r.s. nervo radulo-salivare.
n.s. nervo della statocisti.
n.v. nervo vaginale.
n.vi. nervo viscerale.
o. occhio.
r. rinoforo.
r.l. rami linguali.
r.n. ramo nervoso.
r.n.p.p. ramo indipendente del nervo pedale posteriore.
r.p. rudimento pedale.
r.s. ramo salivare.
s. statocisti.
s.r. sacco renale.

Tav. 5.

Fig. 1. Figura d' insieme della *Phylliroë bucephala.* × 8.

Fig. 2. Una glandola mucosa pluricellulare della cute vista per trasparenza da preparato in toto fissato in liquido di Flemming (supposta morula di *Mnestra parasitica* del Günther). × 340.

Fig. 3 e 4. Sezioni di dette glandole che mostrano lo sbocco esterno. Fissazione in liquido di Flemming; senza colorazione. × 340.

Fig. 5. Sezione di dette glandole per mostrarne la struttura. Fissazione in sublimato acetico. Colorazione con carmallume di Mayer. × 340.

Fig. 6. Figura d' insieme del piede schiacciato in senso dorso-ventrale visto di fronte, in cui si nota la gronda ventrale con le due labbra, l' infossamento dell' epitelio del fondo della gronda e le ramificazioni dei nervi pedali. × 550.

Fig. 7—9. Sezioni trasverse del piede a diverse altezze. Fissazione in sublimato acetico. Colorazione con carmallume di Mayer. × 340.

Fig. 10. Porzione della fig. 9 a più forte ingrandimento per mostrare il punto in cui l' epitelio del piede si continua nel tegumento del piede. × 850.

Fig. 11 e 12. Sezioni di glandole boccali. Fissazione in sublimato acetico. Colorazione con carmallume di MAYER. × 340.

Fig. 13. Sezione longitudinale del labbro, vi si scorge il complesso delle glandole boccali. Fissazione e colorazione come sopra. × 55.

Fig. 14. Sezione trasversa dei ganglii superiori del cingolo esofageo. Fissazione in sublimato, colorazione con ematossilina fosfomolibdica del MALLORY. × 340.

Fig. 15. Sezione sagittale di un ganglio superiore in cui si vede il restringimento accennante all' origine dei due gangli. Fissazione e colorazione come sopra. × 340.

Fig. 16. Sezione traversa del ganglio boccale. Fissazione e colorazione come sopra. × 340.

Tav. 6.

Fig. 17. Figura d' insieme del sistema nervoso. × 55.

Fig. 18. Gangli del collare esofageo con le radici dei nervi e delle commes sure che da essi partono. Da un esemplare anomalo. × 55.

Fig. 19. Gangli cerebrali e relative radici nervose del lato sinistro. Da un esemplare anomalo. × 55.

Fig. 20. Gangli cerebrali e relative radici nervose del lato destro. Da un esemplare anomalo. × 55.

Fig. 21. Metà destra del sistema nervoso visto di lato. × 55.

Fig. 22. Tratto della commessura parapedale con cellule nervose. × 340.

Fig. 23. Anastomosi del plesso pleuropedale. × 340.

Fig. 24 e 25. Gangli del reticolo peristomacale. × 400.

Fig. 26. Gangli di destra con i rispettivi nervi nei loro rapporti topografici. × 55.

Fig. 27. Gangli di sinistra (con la parte dorsale situata in basso) ed i rispettivi nervi nei loro rapporti topografici. × 55.

Fig. 28. Metà sinistra del sistema nervoso (idem) di un esemplare normale con la disposizione dei nervi pedali. × 34.

Fig. 29. Metà sinistra del sistema nervoso (idem) di un esemplare anomalo con la disposizione dei nervi pedali. × 34.

Fig. 30. Una delle disposizioni dei nervi pedali (idem). × 34.

Eine auf Tethys leporina parasitisch lebende Pantopodenlarve (Nymphon parasiticum n. sp.)

von

Dr. **Hugo Merton**
in Heidelberg.

Mit Tafel 7.

Während meines Aufenthalts auf der zoologischen Station zu Neapel im vergangenen Winter fand ich auf *Tethys leporina* wiederholt kleine Pantopodenlarven. Herrn Dr. Lo Bianco, dem ich von meiner Beobachtung erzählte, war dieses Vorkommen neu, und er hielt es für angezeigt, den Sachverhalt näher zu untersuchen. Für seine freundlichen Rathschläge möchte ich Herrn Dr. Lo Bianco hiermit nochmals meinen aufrichtigen Dank sagen.

Vorkommen und Lebensweise. Seit Ende Februar beschäftigte ich mich mit *Tethys leporina.* Mitte März beobachtete ich auf der Fußsohle eines ziemlich erwachsenen Exemplars kleine gelblichweiße Punkte von ca. 0,5 mm Länge. Mit der Lupe erkannte ich, dass es kleine Pantopodenlarven waren, die sich in den zarten Furchen der Fußsohle festgesetzt hatten. Es waren größtentheils Larven, bei welchen das 4. oder auch schon das 5. Extremitätenpaar ausgebildet waren (Taf. 7 Fig. 4—6). Mit den kräftigen Zangen des 1. Extremitätenpaares waren die Larven auf ihrer Unterlage verankert, indem die nach unten und etwas nach einwärts gekrümmten Scheeren so fest in das Fleisch von *Tethys* eingeschlagen waren, dass bei dem Versuch, die Thiere loszulösen, die Scheeren zuweilen vom Rumpf abrissen. Der Rüssel, der auf der Unterseite des Kopfstückes ansitzt, war nach unten und etwas nach vorn gerichtet (Fig. 6). Die 4. Extremität stand seitlich ziemlich grad vom Körper ab, eingezwängt in kleine Furchen des Wirthes, wobei selten die Endkralle in die Unterlage eingeschlagen war. In dieser gespreizten

Stellung saßen die Thiere meistens lange auf derselben Stelle der *Tethys*, nur hier und da träge Bewegungen machend.

Später fand ich zu wiederholten Malen eine größere Zahl dieser Pantopodenlarven, und zwar entweder am Rande der Fußsohle oder auch häufig am Rande des Kopfsegels der *Tethys*. Hier saßen sie an den Tentakelfäden oder an der Basis derselben, aber nie auf dem weiter nach dem Mund zu gelegenen Theil des Kopfsegels. Bekanntlich sind an dem Kopfsegel größere Partien dunkel pigmentirt; je nachdem nun die Pantopodenlarven auf hellen oder dunkeln Stellen saßen, hatten sie auch eine helle oder bräunlichrothe Farbe, die von dem verschieden gefärbten Darminhalt herrührte; ein Beweis dafür, dass diesem Pantopoden der Aufenthaltsort auch die Nahrung bietet. Es handelt sich also um einen auf *Tethys* ectoparasitisch lebenden Pantopoden.

Gelegentlich fanden sich weiter entwickelte Stadien, bei welchen Extremität VI und auch VII ausgebildet waren; diese Stadien waren aber leider recht selten, ein Umstand, der die systematische Bestimmung des Pantopoden wesentlich erschwerte. Das reifste Exemplar ist auf Fig. 1 abgebildet. Auch hier handelt es sich noch nicht um ein geschlechtsreifes Thier, wie schon rein äußerlich das 7. Beinpaar beweist, dem noch ein Glied fehlt. Die entwickeltsten und die jüngsten Stadien bewegten sich am lebhaftesten. Letztere waren wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit schwer zu finden. Sie haben nur 3 Paar Extremitäten, von welchen das 2. und 3. als Gehbeine ausgebildet sind. Jede Extremität besteht aus 3 Gliedern; am basalen sitzt eine lange Borste, und das Endglied besteht aus einer Klaue. Dieses Stadium hat große Ähnlichkeit mit vielen schon beschriebenen Pantopodenlarven.

Aus dem Vorkommen junger Larven auf *Tethys* ergab sich schon die Frage, wie diese auf das Wirthsthier kommen. Es lag nahe anzunehmen, dass etwa ähnliche Verhältnisse vorhanden seien, wie sie von den auf Hydroidpolypen lebenden Larven von *Phoxichilidium* bekannt sind. Dort wandern die Larven, nachdem sie ihre Eihülle verlassen haben, auf die Hydroidpolypen, setzen sich dort fest und machen entweder auf oder in ihnen (verschieden je nach den Arten) einen großen Theil ihrer Entwickelung durch. GEGENBAUR[1] fand zuerst Larven von *Phoxichilidium* in den Hydranten von

[1] C. GEGENBAUR, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854.

Eudendrium und glaubte, dass die Eier direct in die Hydroidpolypen abgesetzt werden. Dies hat sich für die bisher bekannten *Phoxichilidium*-Arten nicht bewahrheitet. Trotzdem untersuchte ich von diesem Gesichtspunkt aus genau die Oberfläche von *Tethys* und zerzupfte unter der Lupe ihre mesenchymatischen Gewebe, um eventuell Larven oder Eier in ihnen zu finden. Nach vielen vergeblichen Nachforschungen entdeckte ich Ende März in dem Mesenchym, etwa 1 mm unter der Oberfläche, ein kleines weißes Pünktchen, welches sich unter dem Mikroskop als ein Pantopodenei herausstellte, das einen schon ziemlich weit entwickelten Embryo enthielt (Fig. 3). Der Durchmesser des Eis betrug 90 μ. Ich fand dann weiterhin in dem Mesenchym des Fußrandes und auch des Kopfsegels noch 3 Eier, jedes für sich allein, worin schon ziemlich entwickelte Embryonen zu erkennen waren; in einem Fall beobachtete ich schwache Bewegungen des Embryos. Genauer auf das Detail einzugehen muss ich mir versagen, da am lebenden Ei nicht allzuviel zu sehen war, und bei der Conservirung leider starke Schrumpfungen eingetreten sind. Immerhin scheint die Thatsache von Interesse, dass bei dieser Pantopodenart die Eier einzeln unter die Epidermis gelegt und nicht von dem Männchen in Packeten herumgetragen werden, wie das sonst bei allen bekannten Pantopoden der Fall ist.

Wenn man phylogenetisch die Eiablage mit Dohrn als einen ursprünglichen Zustand bezeichnen will, so dürfte es sich in dem vorliegenden Fall sicherlich um eine secundäre Erwerbung handeln, die zusammen mit der parasitischen Lebensweise dieser Pantopodenlarve aufgetreten ist. Dafür spricht auch der Umstand, dass bei dem ausgebildetsten Exemplar die 3. Extremität in Entwickelung begriffen ist. Aus der jüngsten Larve, die ich fand, kann ich ferner den Schluss ziehen, dass die Entwickelung im Ei ebenso lange dauert, wie bei der Mehrzahl der übrigen Pantopoden; also hat auch die Entwickelung unter veränderten Bedingungen keinen Einfluss auf die Dauer der Eientwickelung gehabt.

Ob die geschlechtsreifen Thiere auf *Tethys* leben oder nur zur Eiablage auf sie wandern, kann ich nicht angeben; wegen ihres Fehlens unter den von mir gefundenen Thieren darf man wohl vermuthen, dass die erwachsenen Thiere freilebend sind. Dieser Pantopode lebt also während seiner ganzen Larvenentwickelung auf *Tethys* als Ectoparasit, ebenso wie es Lendenfeld[1] für *Phoxichili-*

[1] R. von Lendenfeld, Die Larvenentwickelung von *Phoxichilidium plumulariae* n. sp. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883 pag. 323—29.

dium plumulariae beschrieben hat; nur dass bei letzterem erst die jungen Larven ihren Wirth aufsuchen, während hier schon die Eientwickelung auf das Wirthsthier verlegt ist. Die Eiablage selbst erstreckt sich offenbar auf längere Zeiträume, da ich Eier und ziemlich entwickelte Larven zur gleichen Zeit und auf derselben *Tethys* gefunden habe.

Morphologie und Systematik. Die morphologische Beschreibung des vorliegenden Pantopoden kann nur unvollständig sein, da mir, wie gesagt, keine geschlechtsreifen Exemplare zur Verfügung standen, und mir infolgedessen charakteristische Merkmale, die erst bei geschlechtsreifen Thieren auftreten, verborgen blieben.

Die Rumpflänge des ausgebildetsten Thieres (Fig. 1) beträgt 1,3 mm. Der Rumpf besteht aus 4 Segmenten, von welchen sich jedes vom nächsten deutlich abgliedert. Der Kopftheil des 1. Segments schnürt sich basalwärts nur schwach halsartig ein und geht fast in seiner ganzen Breite in den hinteren Theil über, an dem das 4. Extremitätenpaar sitzt. Auf dem Kopfstück, dem vorderen Rande genähert, befindet sich eine schwache Erhebung, der 4 Augen aufsitzen [1]. Die Seitenfortsätze des 1. Segments sind nach vorn, die des 2. seitlich und die des 3. und 4. schräg nach hinten gerichtet. Der Hinterleib ist cylindrisch und fast so lang wie der Rüssel. Letzterer entspringt auf der Unterseite des Kopfstücks und ist nach unten und vorn gerichtet. Er hat eine ovale sackförmige Gestalt und ist an seiner Ansatzstelle eingeschnürt. (Fig. 1 zeigt den Rüssel und das 1. Extremitätenpaar nicht in ihrer natürlichen Lage, um die relative Größe der einzelnen Theile besser zu veranschaulichen.) Seitlich vor dem Rüssel inseriren sich die ersten Extremitäten, die mit kräftigen Scheeren enden und auch nach vorn und unten gerichtet sind. Außer einer Knickung an der Ansatzstelle des 1. Gliedes bildet das 1. Glied mit dem 2. abermals einen Winkel so, daß die Scheere ungefähr senkrecht nach unten gerichtet ist. Extremität II und III (Fig. 2) entspringen auf der ventralen Seite, zwischen den Ansatzstellen von Extremität I und IV. Extremität II ist 5gliedrig und nach außen und vorn gerichtet. Extremität III ist 8gliedrig und hat eine Knickung zwischen Glied 4 und 5. Beide Extremitätenpaare sind ebenso wie die 4 folgenden mit Borsten

[1] Bei diesem Exemplar fand ich noch 2 Gebilde hinter den 4 Augen, die ich auch für Augen halte. Sie lagen nicht ganz symmetrisch und waren ungleich groß; vielleicht handelt es sich nur um ein zufälliges Vorkommen.

besetzt, während der Rumpf vollkommen kahl ist. Die Extremitäten IV—VI sind 9gliedrig, Extremität VII ist nur 8gliedrig. Da das 7. Beinpaar zuletzt ausgebildet wird, so hat es hier wahrscheinlich seine Entwickelung noch nicht beendet. Ein Unterschied in der Länge der einzelnen Glieder ist namentlich schon in Extremität IV ausgebildet, indem die Glieder 4—6 die übrigen an Länge übertreffen. Das 9. Glied besteht aus einer einfachen Klaue. Nebenklauen fehlen.

Über die jüngeren Larven will ich nur Weniges erwähnen. Wie aus den Fig. 4—6 zu ersehen ist, die die am häufigsten gefundenen Stadien darstellen, sind die Scheerenextremitäten hier im Verhältnis zum Körper kräftiger ausgebildet. Die Extremitäten II und III, die den jungen Larven zur Fortbewegung dienen, sind auch bei dem etwas entwickelteren Stadium (Fig. 5) noch nicht rück- resp. umgebildet. Am hinteren Abschnitt des Rumpfes sieht man hinter dem letzten schon entwickelteren Beinpaar die Anlagen der übrigen Extremitäten und den Hinterleib hervorsprossen.

Für die systematische Stellung eines Pantopoden gibt namentlich der Grad der Ausbildung der 3 ersten Extremitätenpaare den Ausschlag. Da es sich im vorliegenden Fall um noch nicht geschlechtsreife Thiere handelt, und die Larven sich nur schwer zur systematischen Bestimmung verwenden lassen, so kann die Classificirung keine endgültige sein. Von der Voraussetzung ausgehend, dass Extremität I beim geschlechtsreifen Thier erhalten bleibt, Extremität II 5gliedrig bleibt und Extremität III 10gliedrig wird, kann man den vorliegenden Pantopoden der Gattung *Nymphon* einordnen, wobei ich mir wohl bewusst bin, dass selbst dann noch ziemlich beträchtliche Abweichungen vorhanden sind, die sich vielleicht z. Th. durch die parasitische Lebensweise erklären lassen. So sind z. B. bei *Nymphon* der Rüssel und das 1. Extremitätenpaar nach vorn gerichtet. In Anbetracht der für *Nymphon* noch nicht bekannten parasitischen Lebensweise nenne ich daher die neue Form *Nymphon parasiticum*.

Merkwürdiger Weise wurde die so artenreiche Gattung *Nymphon*, die sonst weit verbreitet ist, im Mittelländischen Meer nur ganz vereinzelt gefunden. Im Golf von Neapel fand DOHRN nur einmal ein Exemplar dieser Gattung.

Heidelberg, Zool. Institut, im August 1906.

Erklärung der Abbildungen auf

Taf. 7.

Die römischen Zahlen I—VII bezeichnen die 7 Paar Extremitäten; *r* Rüssel; *h* Hinterleib; *a* Augen.

Fig. 1. Dorsalansicht einer ziemlich entwickelten Larve. Rüssel und Extremität I sind nicht in ihrer natürlichen Stellung wiedergegeben. Vergr. 22.

Fig. 2. Ventrale Ansicht der vorderen Hälfte des gleichen Stadiums wie in Fig. 1. Vergr. 40.

Fig. 3. Ei mit Embryo; aus der Fußsohle von *Tethys*. Vergr. 240.

Fig. 4. Junge Larve in der Durchsicht. Die punktirte Linie *d* bezeichnet die Begrenzungslinie des Darmlumens. *bg* Bauchganglienkette. Vergr. 65.

Fig. 5. Ältere Larve in natürlicher Stellung. Rüssel und 1. Extremitätenpaar nach unten gerichtet. Vergr. 60.

Fig. 6. Die gleiche Larve wie in Fig. 5 von vorne gesehen. Vergr. 55.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

18. BAND.

2. u. 3. HEFT.

MIT 18 TAFELN UND 7 FIGUREN IM TEXT

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1907.



Juni 1907.

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 10—22.

25. Der Trochlearis.

I. Über Neuromerie im Bereich des Rauten- und Kleinhirns.

Im Begriff, eingehende Untersuchungen über Entstehung, Entwicklung und morphologisch-phylogenetische Bedeutung des Trochlearis zu veröffentlichen, sehe ich mich veranlasst, als eine Art Einleitung, auf die Frage der Neuromerie des Gehirns einzugehen — eine Frage, die ich seit der Veröffentlichung meiner kleinen Schrift »Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels« nicht wieder berührt hatte, und zwar aus guten Gründen. So wichtig die primitive Gliederung des Central-Nervensystems bei den Wirbelthieren auch erscheinen musste — es blieb auffallend, dass diese Gliederung sich im Grunde nur am Gehirn, nicht am Rückenmark scharf beobachten ließ. Andrerseits ergab die Gliederung des Mesoderms in Urwirbel, welche bisher unsern Speculationen über Metamerenbildung des Gesammt-Wirbelthierkörpers zu Grunde gelegt ward, nur für den Rumpf zuverlässige Anhaltspunkte, versagte aber für den Kopf bis zu dem Grade, dass noch heute einflussreiche Forscher eine solche Gliederung leugnen, Diejenigen aber, welche sie anerkennen, sehr verschiedener Meinung über Zahl und Bedeutung der Metameren sind, welche sie als der Kopfbildung zu Grunde liegend angesehen wissen wollen.

Das Zählen der im embryonalen Hirn mehr oder weniger deutlich vorgefundenen Neuromeren konnte aber an sich nicht genügen, eine primitive Metamerenbildung des Kopfes zu erweisen, wenn es nicht gelang, auch in der Sphäre der übrigen constitutiven Organe des Kopfes eine entsprechende Metamerie nach-

zuweisen, also im Kopfmesoderm, im Entoderm, im peripherischen Nervensystem und womöglich noch in verschiedenen andern Organanlagen, die wir allmählich als zu dem, von uns so oder so gedachten primitiven Wirbelthier-Metamer gehörig annehmen. War aber ein directer Nachweis des Vorhandenseins dieser postulirten Dinge unmöglich — und diese Unmöglichkeit wird bewiesen durch die über das Kopfproblem in schier endloser Fülle geäußerten von einander abweichenden Meinungen — so musste eben versucht werden, indirecte Beweise zu gewinnen; diese Aufgabe aber macht so eingehende und so vielfältige neue Untersuchungen erforderlich, dass es gerathen schien, bis zu ihrer Vollendung auch die Frage der Hirn-Neuromerie zu vertagen.

Ich bin nun, nachdem ich in den 22—24sten Studien einen beträchtlichen Theil dieser Untersuchungen über das Vorderkopf-Mesoderm vorgelegt habe, auch dazu gelangt, die entsprechenden peripherischen Nerven in ihrer Entstehung und Beziehung zum Mesoderm sowohl, wie zu den zugehörigen Gehirnabschnitten eingehend zu untersuchen. Dabei ergaben sich Beziehungen zu den Neuromeren, welche Licht auf die viel umworbene Frage werfen, ob diese Neuromeren in der That als constitutive metamerische Bildungen des Gehirns und damit als Exponenten ebenso vieler Metameren des ganzen Kopfes betrachtet werden dürfen; mit andern Worten: ob bestimmte Relationen zwischen ihnen und den übrigen Constituenten des Kopfes bestehen oder einstmals bestanden haben, und ob man durch ihr Dasein auf das frühere Vorhandensein von metamerischen Bildungen andrer Organkategorien schließen darf, von denen materiell nachweisbare Reste kaum mehr vorhanden sind.

Da aber meine Untersuchungen zu gleicher Zeit nicht unwesentliche Abweichungen in der Feststellung des Thatsächlichen von früheren Beobachtungen andrer Forscher ergeben, so will ich zunächst dies Thatsächliche schildern und danach besonders auf diese Abweichungen und ihre Bedeutung hier auch für die principielle Frage eingehen, die eben berührt ward. Dabei betone ich aber sofort, dass ich an dieser Stelle nicht beabsichtige, die ganze Neuromerenfrage, was Zahl und Bedeutung für das Gesammtgehirn anlangt, zu erörtern, sondern nur denjenigen Theil derselben, welcher in Zusammenhang mit der Trigeminusplatte steht, also die Neuromeren, welche zwischen dem Facialis-Neuromer und dem Mittelhirn sich finden.

Ich gehe nun dazu über, den Befund an den Embryonen von *Torpedo ocellata* zu schildern.

1. *Torpedo ocellata.*

An einem horizontal geschnittenen Embryo von 5 mm Länge XXXVIII 103, I 20—27 findet man im Bereich des Medullarrohres zwischen den Ohrblasen bis hinauf zu dem späteren Isthmus folgende auffallende Verhältnisse, die uns hier besonders interessiren dürften. Auf mittlerer Höhe des Medullarrohres — der Embryo ist in 7,5 μ Schnitte zerlegt und das, was hier beschrieben werden soll, findet sich im 20.—27. Schnitte bei 40 Schnitten, die das Medullarrohr von oben nach unten getroffen haben, — dicht an der Stelle, wo die Ohrblase mit ihrer vorderen Einstülpung sich dem Medullarrohr anzulegen beginnt, sieht man auf der inneren Contur des linken Medullarwulstes eine spitze Kerbe, die wie von einer Verletzung herzurühren scheint. Auf dem 21. Schnitte ist diese Kerbe größer und tiefer geworden, so dass sie bis in die Mitte des dicken Medullarwulstes reicht und den Eindruck macht, als sei derselbe gewaltsam auseinander gerissen worden. Bei Prüfung mit stärkerer Vergrößerung muss man indessen eine solche Vermuthung aufgeben, da besonders der vordere Rand der Kerbe scharf abgerundet erscheint und keine Spur einer mechanisch hervorgebrachten Continuitätstrennung erkennen lässt; auch der untere Rand zeigt keine Rissfläche, sondern eine überall glatt abgerundete, wenn auch nicht so regelmäßige Contur. Auf dem folgenden Schnitt ist die Kerbe noch größer und scheint bereits den Zusammenhang des Medullarwulstes aufzuheben, da sie bis über die Mitte vordringt, wo ihr eine von außen eindringende, noch weniger tief klaffende Einsenkung entgegen kommt. Die Zellen der beiden Theile des Medullarwulstes sind so angeordnet, als ob jeder der aneinander stoßenden Theile des Medullarwulstes dort abgerundet aufhörte und mit dem andern nichts zu thun hätte. Auf dem folgenden Schnitte ist in der That der Zusammenhang zwischen dem vorderen und dem hinteren Stück des Medullarwulstes völlig aufgehoben (Taf. 10 Fig. 1), beide grenzen mit scharf abgeundeten Conturen aneinander. Dann folgt ein Schnitt, der die Unabhängigkeit der beiden Stücke festhält, aber sie auf breiterer Fläche sich doch berührend zeigt, freilich ohne dass eine Zelle der einen zwischen die Zellen der andern einzudringen versuchte, während die Kerbe im Innern sich von unten her aus-

10*

zufüllen sucht. Auf dem nächsten Schnitt ist dies gelungen, der innere Contur ist geradlinig, nur an der äußeren Seite sieht man noch eine seichte Einsenkung, die auch noch auf den folgenden Schnitten besteht, aber langsam abnimmt.

Diese und ähnliche Erscheinungen hatte ich schon öfters gesehen und auch gebührend bedacht, als Dr. GAST bei der Herstellung der Abbildungen mich auf eine Durchbrechung des Rautenhirns aufmerksam machte, die sich an einem, durch Medianschnitt in zwei sagittale Hälften geteilten Embryo von 6 mm Länge erkennen ließ. Unter dem Mikroskop sah man nämlich mit Leichtigkeit ein rautenförmiges Loch die eine Hälfte des Medullarrohrs von der Seite durchsetzen. Ich verfolgte nun mit Consequenz diese Erscheinungen und konnte sie als eine zwar nicht überall durchgeführte, aber doch in einem beträchtlichen Bruchteil von Exemplaren in einem gewissen Entwicklungsstadium auftretende feststellen. Von diesen sollen im Nachfolgenden die wesentlichsten hier im Einzelnen beschrieben werden.

An dem bereits geschilderten Embryo XXXVIII 103 sieht man zunächst der bereits beschriebenen Spalte gegenüber, im rechten Medullarwulst, eine ähnliche, aber nicht ganz so ausgeprägte Bildung (Taf. 10 Fig. 2), woraus folgt, dass die Durchlöcherung der Medullarwülste bilateral auftritt. Weiterhin aber ließ sich an demselben Embryo constatiren, dass ähnliche Perforationen auch noch weiter frontalwärts sich zutrugen und in Zusammenhang mit den Anschwellungen und Ausbuchtungen der Medullarwülste standen, die eben auf die Neuro- oder Encephalomeren zu beziehen sind. Es ward deshalb wichtig, die Ausdehnung dieses Processes einer wirklichen Durchbrechung der Medullarwülste zu constatiren.

Soweit ich bisher ermitteln konnte, bietet der Embryo XXXVIII 104 von 6 mm Länge das vollständigste Bild dieser sonderbaren Erscheinung und soll deshalb in voller Ausführlichkeit hier dargestellt werden. Bei diesem Embryo zeigen sich auf I 20 rechter Seite, zwischen den beiden Ohrblasen, zwei solcher Einschnitte oder Einkerbungen, eine neben dem vorderen, die andre neben dem hinteren Theile der Ohrblase. Eine dritte Kerbe findet sich in ziemlich gleichem Intervall weiter vorwärts vor der vorderen Ohrkerbe, so dass durch diese drei Kerben zwei ziemlich gleich große Abschnitte der Medullarwülste begrenzt werden. Hinter der hinteren Ohrblasenkerbe findet sich dicht neben dem Medullarwulst der Anfang des Ganglionleistenabschnitts, aus welchem der Glossopharyngeus

hervorgeht; vor der vorderen der erwähnten drei Kerben findet sich der Ganglienleistenabschnitt des Facialis. In gleicher Entfernung folgt frontalwärts eine neue Einkerbung: sie gliedert ein Segment der Medullarwülste ab, das ich als Facialissegment bezeichne. Vor diesem liegt wiederum ein ähnlich langes Segment, welches durch die vierte Kerbe abgetrennt wird: es bildet das wohlbekannte Segment, welches ohne Ganglienleistenderivate, zwischen Facialis und Trigeminus angetroffen wird. Bei dem vorliegenden Embryo freilich findet sich linker Hand ein kleines Klümpchen Ganglienleistenzellen, welches wohl dafür spricht, dass dieses Segment nicht immer ohne Ganglienantheil bestanden hat. Grade an dieser vierten Furche findet sich dann auch weiter ventralwärts der Anfang des Ganglion Gasseri, welches somit, in diesem Embryonalstadium wenigstens, beiden Medullarsegmenten zugerechnet werden könnte. Darauf folgt ein beträchtlich großes Segment der Medullarwülste, das eigentliche Trigeminussegment, und danach noch eine Kerbe auf beiden Seiten, wodurch ein weiteres Stück des Hinterhirns, bis zum späteren Isthmus, frontalwärts, abgegliedert wird, dem ich den Namen Trochlearissegment geben möchte, wegen seiner Beziehungen zum Trochlearis. Es finden sich somit, von der Kerbe oder Furche vor dem Glossopharyngeus angefangen, sechs Kerben, die ebensoviele Segmente der Medullarwülste von der Ohrblase (inclusive!) bis zum Isthmus deutlich abgliedern.

Ich habe nun die zu meiner Verfügung stehenden Schnittserien von Torp. ocellata-Embryonen von 5—8 mm Länge, soweit sie horizontal geschnitten sind, auf das Vorkommen dieser Spalten verglichen und dabei folgende Resultate erzielt. Zunächst ergibt sich, dass ähnlich, wie das Auftreten der Ganglienleisten-Reste der Trigeminusplatte, wie wir weiter unten erfahren werden, auch diese Medullarspalten meist uni-lateral auftreten. Ferner zeigt sich, dass sie sehr ungleich in dem Maaß ihrer Ausbildung sind, so dass von völliger Continuitätstrennung der Medullarwülste bis zu einfacher Einschnürung an der äußeren und inneren Circumferenz alle Stadien realisirt werden.

Embryonen von 5 mm Länge:

XXXVIII 137. Keine Spalten, wahrscheinlich sind sie noch nicht aufgetreten.

» 99. Keine Ohrblasen- und keine Facialisspalten, letztere nur angedeutet; Trigeminusspalte rechts völlige Continuitätstrennung XXXVIII 99, II 15, links nur eine feine Trennungs-

linie, die von keinem Medullarkern unterbrochen wird. Vorderste Spalte beiderseits nicht einmal angedeutet (Taf. 10 Fig. 6—8).

XXXVIII 103 ist bereits oben beschrieben.

XLI 424. Keine Spalten, nur Einschnürungen.

Embryonen von 6 mm Länge:

XXXVIII 142. Hintere Facialisspalte links angedeutet, rechts nur Einschnürung. Trigeminusspalte beiderseits innen leicht eingekerbt, rechts durchgehende Trennungslinie zwischen den Medullarzellen davor und dahinter, vorderste Spalte beiderseits tief eingekerbt, mit ziemlich abgerundeten Kerbenrändern und fast völliger Continuitätstrennung der Medullarwülste.

» 35. Keine Spalten, kaum Einschnürungen.

» 130. Keine Spalten, nur unregelmäßige Einschnürungen.

» 101. Keine Ohrspalte, hintere Facialisspalte links eingekerbt mit durchgehender Trennungslinie zwischen den Medullarzellen; ähnlich rechts die vordere Facialisspalte. Beiderseits eingekerbte Trigeminusspalten rechts mit Trennungslinie. Sehr stark sind beiderseits die vordersten Spalten eingekerbt, Trennungslinie, fast Continuitätstrennung.

» 104. Schon oben ausführlich beschrieben.

» 106. Schwache Ohrspalten, schwache hintere Facialisspalten, aber starke vordere Facialisfurche rechts mit tiefer Kerbe und Trennungslinie. Nur rechts eine mäßige Andeutung der Trigeminusspalte; vorderste Spalten beiderseits tief eingekerbt mit durchgehender Trennungslinie.

XLI 429. Rechts Einkerbung der Trigeminusspalte; auf beiden Seiten Einkerbung der vordersten Spalten.

» 434. Rechts Einkerbung der hinteren Facialispalte, der Trigeminusspalte mit fast völliger Continuitätstrennung, Einkerbung der vordersten Spalte. Links nur Einschnürungen.

Embryonen von 7 mm Länge:

XXXVIII 122. Ohrblasenspalte verstrichen; hintere Facialispalte rechts tief eingekerbt mit unregelmäßigen Kerbenrändern, die auf ein Auseinanderreißen nach vorgehendem Zusammenhang deuten. Links ist davon nichts zu sehen. Trigeminusspalte links leicht eingekerbt, rechts nicht. Von der vordersten Spalte ist beiderseits keine Spur.

» 124. Alle Spalten verstrichen, nur die vorderste Spalte

zeigt rechts eine tiefe, fast durchgehende Spalte mit unregelmäßigen Kerbenrändern.

XXXVIII 128. Ohrspalte verstrichen. Hintere Facialisspalte links durch sechs Schnitte tief eingekerbt, rechts nicht. Vordere Facialisspalte verstrichen. Trigeminusspalte links durch drei Schnitte mäßig tief eingekerbt. Vorderste Spalte links leicht eingekerbt, rechts nicht.

» 37. Keine Spalten, nur Einschnürungen, und auch die nicht gleichmäßig.

» 140. Hintere Facialisspalte links leicht eingekerbt, mit durchgehender Trennungslinie; vordere Facialisspalte nur als Einschnürung erhalten. Trigeminusspalte beiderseits eingekerbt mit durchgehender Trennungslinie. Vordere Spalte links tief eingekerbt mit Continuitätstrennung, rechts ganz verstrichen.

» 284. Ohrspalten verstrichen. Hintere Facialisspalte rechts eingekerbt auf vier Schnitten, vordere Facialisspalte rechts eingekerbt auf drei Schnitten. Trigeminusspalte mit kleiner zwei Schnitte weit reichender Kerbe, auch nur rechts. Links fehlen all diese Spalten. Nur die vorderste Spalte findet sich auf beiden Seiten, rechts aber viel stärker als links.

V 923. Nur Trigeminus und vorderste Spalte auf der rechten Seite eingekerbt, letztere beträchtlich tief.

XLI 442. Nur eine leichte Einkerbung der vordersten Spalte links; sonst nur Einschnürungen, und auch diese oft kaum wahrnehmbar.

» 446. Rechts eine kleine hintere und eine kleine vordere Facialiskerbe, rechts eine starke Trigeminuskerbe, links Trennungslinie, links eine vollständige Continuitätstrennung der vordersten Spalte, rechts nicht einmal eine Einschnürung.

Embryo von 7,5 mm Länge:

XXXIX 636. Ohrspalte kaum angedeutet. Beide Facialisspalten links angedeutet mit seichten Kerben, rechts weniger deutlich. Trigeminusspalte zieht sich rechts als eine Kerbe durch sieben Schnitte, links findet sich keine Kerbe, aber eine Trennungslinie. Vordere Spalte rechts mit stark klaffender Kerbe und völliger Continuitätstrennung: die Kerbe reicht über vierzehn Schnitte!

Embryonen von 8 mm Länge:

XXXVIII 375. Ohrblase fast verstrichen, eine Trennungslinie der

Medullarzellen ist aber noch vorhanden, auch rechts und links Einschnürungen, denen ein Vorspringen der inneren Contur im Medullarrohr entspricht, von dem weiter unten ausführlicher gehandelt werden wird. Hintere Facialisspalte gering eingekerbt, zugleich eine Trennungslinie zwischen den Medullarzellen durch mehrere Schnitte. Rechts ist das weniger deutlich. Die übrigen Spalten scheinen verstrichen oder nicht gebildet.

XXXVIII 120. Keine Spalten, nur Einschnürungen und zwischen ihnen Ausbuchtungen der Medullarwülste, worüber weiter unten Näheres.

XXXIX 560. Keine Spalte, nur Einschnürungen.

» 633. Ohrspalte vorhanden, rechts, mit klaffender Kerbe; links nicht. Hintere Facialisspalte rechts mit klaffender Kerbe, fast Continuitätstrennung, links nur Andeutung einer Trennungslinie. Vordere Facialisspalte beiderseits leichte Kerben, links auch mit Trennungslinie. Trigeminusspalte rechts tief eingekerbt, fast völlige Continuitätstrennung. Vordere Spalte ebenfalls nur rechts tief eingekerbt, unregelmäßige, wie durch Riß entstandene Ränder der Kerbe und völlige Continuitätstrennung der Medullarwülste.

XLI 449. Auf beiden Seiten, links aber sehr tief gehende vordere Facialiskerben, beiderseits tiefe Trigeminuskerbe, die links fast Continuitätstrennung bewirkt. Die vorderste Spalte auf beiden Seiten größer als bei irgend einem andern Embryo, durch zwölf Schnitte von 7,5 μ gehend, also fast $^1/_{10}$ mm hoch, die benachbarten Encephalomeren weit von einander trennend, die Trennung geht durch sechs Schnitte (Taf. 10 Fig. 4 und 5).

» 452. Nur auf der rechten Seite eine kleine Kerbe an der vordersten Spalte.

Aus diesen Angaben geht zunächst so viel hervor, dass es sich bei dieser Spaltenbildung im Verlaufe der Medullarwülste keinenfalls um eine zufällige Missbildung handelt, sondern um eine so häufig auftretende Erscheinung, dass ihr Zustandekommen und ihre Bedeutung zu erforschen von Interesse sein wird.

Zu diesem Behufe erscheint es besonders wichtig, die Localität, an welcher die Continuitätstrennung der Medullarwülste stattfindet, genau festzustellen und zugleich zu ermitteln, welche celluläre Um-

stände und Veränderungen der Medullarwülste gleichzeitig mit derselben beobachtet werden.

Zunächst kann festgestellt werden, dass die Abschnitte der Medullarwülste, welche von dieser Spaltenbildung betroffen werden, ausschließlich der von His sogenannten Flügelplatte (»Die ersten Nervenbahnen beim menschl. Embryo«. Arch. f. Anat. Phys. Anat. Abth. 1887. pag. 371) entsprechen. Auf die Grundplatte, welche die motorischen Kerne einschließt — sowohl die der Vorderhorn- als die der Seitenhornnerven — dehnt sich, soweit ich bisher sehen konnte, die Spaltenbildung in keinem Falle aus[1].

Ferner lässt sich constatiren, dass die zwischen zwei Spalten gelegenen Abschnitte der Medullarwülste — also der Flügelplatte — in ihrer cellulären Beschaffenheit gewisse Besonderheiten aufweisen. Es ist ein bekanntes, wohl zuerst von Altmann constatirtes Factum, dass die innere Wandung des Medullarrohrs der hauptsächlichste Sitz der Zellvermehrung ist, und die Mitosen an dieser inneren Wandung sind überaus zahlreich. Blickt man aber genauer hin, so wird man bemerken, dass zwischen je zwei Spalten die mittlere Partie der Medullarabschnitte diejenige ist, an welcher diese Mitosenbildung bei Torpedo-Embryonen hauptsächlich stattfindet, und dass gegen die Spalten zu sowohl weniger Mitosen sich finden, als auch geringeres, von Zellkernen freies Plasma angetroffen wird. Mit andern Worten: je näher der Mitte zwischen zwei Spalten, je größer die Zahl der Mitosen und des kernfreien Plasmas; je näher den Spalten, um so sparsamer die Mitosen und um so zahlreicher die bereits gebildeten fertigen Medullarzellen. Blickt man nun auf die Zellen, welche unmittelbar an den Spalten liegen, so scheint die Bildung ihres Kernes annähernd radiär auf die Mitte des zwischen ihnen abgegrenzten Medullarwulst-Abschnittes gerichtet zu sein, als flössen sie eben auch von der dort gelegenen Quelle der Mitosenbildung an die Peripherie dieses einzelnen Medullar-Abschnittes hin. Und selbst da, wo die Spaltenbildung unterblieben ist, findet sich dort meist ein Mangel von Mitosen und eine größere Anhäufung von Medullarzellen, die sogar wie eine Kante in den Innenraum des Medullarrohrs vorspringt, aber in späteren Stadien bereits verstrichen ist. Dass diese größere Zahl

[1] Dass die Seitenhornfasern durch die Flügelplatte austreten, ist ja unzweifelhaft, aber ihre Kerne scheinen doch ausschließlich in der Grundplatte zu liegen, was besonders bei *Torpedo* in die Erscheinung tritt durch die Bildung des Lobus electricus, der ein Wucherungsproduct der Grundplatte ist.

der Medullarzellen dieser Kante aber ein Product der benachbarten mitosenreicheren Zonen ist, geht wohl auch aus der häufig zu constatirenden ganz feinen Trennungslinie hervor, die zwischen den aneinander grenzenden Abschnitten der Medullarwülste zu beobachten ist und bis an den vorspringenden Theil der Kante verfolgt werden kann. Hiermit hängt denn auch zusammen, dass man gewöhnlich die Medullarzellen, welche die Spalten begrenzen, sich aneinander abplatten sieht oder auch von diesen Spalten aus in radiär verschiedener Richtung gelagert findet. Also nicht nur die räumliche Trennung durch gelegentliche Spaltenbildung gliedert die Medullarwülste in mehr oder weniger gliedmäßige Abschnitte, sondern auch die celluläre Constitution und die Mitosenbildung weist — im Großen und Ganzen — auf eine solche Gliederung hin.

Es ist desshalb wichtig, auch Embryonen der gleichen Größe (5—8 mm) in Quer- und Sagittalschnitt-Serien zu untersuchen und die dort vorgefundenen Verhältnisse zu beschreiben.

Es soll zunächst hier ein in Querschnitte zerlegter 6,75 mm langer Embryo XL 837 geprüft werden (Taf. 10 Fig. 9—16). Auf 637 VI findet man rechts den Anfang der vordersten Spalte; es zeigen sich nämlich auf dem Querschnitt an der inneren Peripherie des Medullarwulstes — natürlich der Flügelplatte! — neben den meist der Länge nach getroffenen Kernen quergeschnittene, welche mithin senkrecht oder schräg gegen die Schnittrichtung gelagert sein müssen. Auf dem folgenden Schnitt schon sieht man eine leise Vertiefung an derselben Stelle, bei unregelmäßig gelagerten Kernen an den Rändern der sich vertiefenden Flügelplatte; der folgende Schnitt bekräftigt diesen Eindruck und fügt noch eine quer durch die Dicke des Medullarwulstes gehende Trennungslinie hinzu, welche fast eine deutlich abgegliederte untere Partie gegen die obere erkennen lässt, an welch letzterer mehr Kerne querdurch sich zusammendrängen. Der 4. Schnitt steigert dies Bild und zeigt eine breite plasmatische Schicht zwischen oberem und unterem Stück des Medullarwulstes (immer nur in der Flügelplatte!), dazu eine ausgebuchtete ziemlich tiefe Kerbe mit ungleichen Rändern, an denen hie und da eine Zelle oder ein Kern nach dem Medullarrohr zu vorspringt. Der 5. Schnitt zeigt diese Kerbe von weitest klaffender Gestalt und mit schräg gelagerten Kernen an ihren abgestutzten aber nicht glatten Rändern; an der trennenden Plasmaschicht sind wenige Kerne zu sehen; die Schicht ist schmal, wenig fehlt,

so würde eine Continuitätstrennung eingetreten sein. Der 6. Schnitt zeigt den oberen Rand der Kerbe flacher abgestutzt, als den unteren, welcher fast abgerundet und wesentlich plasmatisch erscheint, während der obere mehr Kerne zeigt. Lange, der Schnittrichtung parallele Zellen mit viel Plasma und cylindrischen Kernen bilden die schmale Verbindung zwischen dem oberen und unteren Theil des Medullarwulstes, an dem diese Spalte sich befindet. Der 8. Schnitt bringt wieder zahlreichere, z. Th. quer durchschnittene Kerne, noch mehr der 9., und beide zeigen an, dass hier Zellen resp. Kerne durchschnitten werden, die schräg oder vertical gegen die Schnittrichtung gelagert sind, d. h. also diejenigen Zellen oder Kerne bildeten, welche am meisten radiär gegen die in dem getroffenen Neuromer gelagert sind.

Ähnlich ist auch die vordere Facialis-Spalte gestaltet, 839 II 3 ff. Verfolgt man die Schnitte von vorn nach hinten, so trifft man als erste Andeutung der kommenden Spalte auf kleine, quer durchschnittene Kerne am inneren Rande des rechten Medullarwulstes, die sich auch auf den nächsten Schnitt wiederholen. Danach tritt eine flache, aber in verticaler Richtung ausgedehnte Einsenkung auf, die wiederum dicht aneinander gedrängte Kerne im Querschnitt zeigt, während die Kerne und Zellen des Medullarwulstes außerhalb des Randes dieser Spalte nach wie vor horizontal zur Längsachse des Embryonalkörpers gerichtet sind. Auf dem nächsten Schnitt vertieft sich die Einsenkung etwas, die quergeschnittenen Kerne machen schräg geschnittenen Platz, zugleich verdünnt sich die Schicht der Medullarzellen, welche von der Vertiefung bis an den äußeren Rand des Medullarwulstes reicht, als sei da der Schnitt durch eine weniger dicht von Zellen erfüllte Partie gelegt worden. Dann kommt ein Schnitt, in dem die Vertiefung als fast rechtwinklige Kerbe erscheint, deren Ränder eine leichte Rundung offenbaren, mit welchen parallel auch die den Rand bildenden Zellen gerichtet sind. Auch auf diesem Schnitt ist die übrig bleibende Verbindung des Medullarwulstes von der innersten Spitze der Kerbe bis zum äußeren Rand weniger dicht mit Zellen und Kernen ausgerüstet, als darüber oder darunter, so dass es nicht auffallen würde, wenn sogar eine Continuitätstrennung zum Vorschein käme. Auf den folgenden Schnitten wiederholen sich die beschriebenen Bilder, nur in umgekehrter Reihenfolge. An dem gegenüberliegenden linken Medullarwulst klafft die Kerbe weniger tief, aber der Anfang zu denselben Bildungen ist deutlich gegeben.

Es bleibt mir aber noch übrig, auf einen Punkt besonders hinzuweisen, der eine gewisse Bedeutung beanspruchen darf. Bei der Bildung der Kerben sieht man nämlich, dass die Kerbenränder meist etwas spitz, mit einzelnen hervorragenden Kernen in den Medullarcanal hineinreichen; so bilden sie, man möchte fast sagen Kerbenlippen, zwischen denen die Kerbenspalte klafft. Prüft man diese Structur auf Horizontalschnitten, so wird es rasch klar, wie dieselbe dadurch hervorgerufen wird, dass jeder der zwischen zwei Spalten liegende Abschnitt der Medullarwülste eine gewisse Krümmung erleidet, welche im Längsschnitt die Gestalt einer Bohne zeigt, mit auf den Längsseiten concavem Innen-, convexem Außenrande, abgerundeten resp. durch gegenseitigen Druck z. Th. abgeplatteten kurzen Seiten, die nun aber der Concavität des Innenrandes zufolge etwas in den Medullarcanal vorspringen und zwischen sich eben die Kerben resp. Spalten bilden. Diese vorspringenden Ränder sind es eben auch, welche auf Querschnitten quer geschnittene Kerne erkennen lassen, die sich sehr nahe aneinander drängen. Dementsprechend sieht man auf Horizontalschnitten die Zellen dieser Lippen so gelagert, dass sie einen gegen den Hilus der Bohne gerichteten Bogen resp. Krümmung bilden und zu denen des benachbarten Medullarschnittes fast in rechtem, ja sogar stumpfem Winkel gerichtet sind — immer dazwischen die Kerbe oder Spalte. (Taf. 10 Fig. 17 u. 18.)

Blickt man nun auf Embryonen, welche entweder solche Spalten nicht besessen, oder aber sie vielleicht nicht mehr besitzen — also z. B. von 10 und mehr mm Länge — so findet man zwar noch die deutlichsten concaven und convexen Innen- und Außenränder der zwischen jenen einst als existent vorauszusetzenden Spalten oder Kerben liegenden Medullarabschnitte, auch findet man die im rechten resp. stumpfen Winkel gegeneinander gerichteten Grenzzellen derselben — aber man trifft an Stelle der Spalten oder Kerben wie zu einem vorspringenden Pfeiler angehäufte Medullarzellen — wiederum mit recht- oder stumpfwinklig gegeneinander gerichteten Kernen — und muss annehmen, dass dieselben allmählich an Zahl zugenommen, die Spalten oder Kerben auf- und ausgefüllt haben und nun in Gestalt vorspringender Kanten oder Pfeiler im Innern des Medullarrohrs die Grenzen der ursprünglich durch die Spalte voneinander getrennten Medullarabschnitte bilden. Statt also Spalten mit Continuitätstrennung zwischen den einzelnen Abschnitten des Hinterhirns anzutreffen, finden wir viel-

mehr vorspringende abgerundete Kanten mit Zellvermehrung, bei Embryonen von 10 und mehr Millimetern.

Diesem Zustand begegnen wir nur bei Embryonen von 10—18 resp. 30 Millimeter Länge, dann aber verstreicht mehr und mehr diese innere Gliederung in abwechselnde concave Einbuchtungen und vorspringende Pfeiler, und bei älteren Embryonen ist nichts mehr davon zu sehen.

Es erübrigt noch, hervorzuheben, dass weder die hier beschriebene Spalten- und Kerbenbildung, noch die der Kanten und Pfeiler des Hinterhirns irgend etwas mit den ein- oder auswachsenden peripherischen Nerven zu thun haben; sie treten bedeutend früher auf, als die von der Ganglienleiste ausgehenden sensiblen oder die von der Grundplatte des Medullarrohrs hervorsprossender motorischen Nerven sich geltend machen.

Zunächst entsteht natürlich der Verdacht, in diesen Kerben oder Durchlöcherungen der Medullarwülste ausschließlich Artefacte vor sich zu haben, hervorgebracht durch die Proceduren des Schneidens. Aber dem widerspricht abgesehen von vielem Andern sofort der Befund an ungeschnittenen Embryonen, wie sie mehrfach vorliegen, durch welche gerade auf die Bedeutung der Durchlöcherung hingewiesen wird. Dadurch geräth der Verdacht auf die Conservirungsflüssigkeit, d. d. auf die Sublimatlösung. Abgesehen von der Thatsache, dass auch an mit Formol conservirten Embryonen dieselben Kerben und Continuitätstrennungen zur Beobachtung gelangt sind, bleibt es doch sehr auffallend, dass grade an *T. ocellata*-Embryonen eine so merkwürdige Einwirkung der Conservirungsflüssigkeit, dagegen gar nicht oder fast gar nicht an andern Selachier-Embryonen sich zutragen sollte. Handelte es sich um die äußerst zarten Embryonen von *Raja asterias*, so würde ich eher bereit sein, an mechanisch oder chemisch verursachte Einwirkungen zu glauben — immerhin aber würde doch die Regelmäßigkeit, mit welcher nur an topographisch bestimmten Stellen dieselben auftreten, darauf deuten, dass ein irgendwie präformirendes Element dabei eine Rolle spiele. Wie hervorgehoben ward, trifft man die Kerben etc. immer nur an den Stellen der Medullarwülste, wo bei andern Arten von Selachiern die Pfeiler und Einschnürungen sich finden, d. h. an den Stellen, wo sich nach übereinstimmender Auffassung aller Autoren die Grenzen der einzelnen, aneinander stoßenden Neuromeren befinden — Grenzen, welche auch bei den übrigen Selachiern in gleichen Stadien durch eine feine, die Medullarwandungen quer

durchsetzende Plasmalinie bezeichnet wird, welche von keinem Kerne der benachbarten Neuromeren berührt oder durchbrochen wird. Es ließe sich also denken, dass an diesen Stellen die Medullarwülste für auflösende Wirkungen der Conservirungsflüssigkeiten zugänglicher seien, als an anderen, und dass plötzliche Contractionen des Medullarwulst-Plasmas zu solchen Kerben und Rissen führen könnten. Immerhin sollte man dann erwarten, neben diesen Kerben und Rissen die Spuren der Zusammendrängung von Zellen und Kernen zu finden, die aus ihrer natürlichen Lage gerissen wären. Statt dessen aber sieht man im Gegentheil eher Verminderung und Zersplitterung der Kerne, und das Ganze macht den Eindruck, als hätten inwendig »die Mäuse an den Medullargeschwülsten geknabbert«, während von der Außenseite glatt gerundete Vertiefungen, eventuell Continuitätstrennungen der Flügelplatten gefunden werden. Es müssen also wohl in jedem Falle an diesen besonderen Stellen Verhältnisse obwalten, die einer Lockerung des Zusammenhanges der Medullarwülste Vorschub leisten. Dass Sublimatlösung Schrumpfung herbeiführt, ist ja bekannt, aber diese Schrumpfung wirkt in toto: dass sie in parte, und noch dazu auf diesen bestimmten Bezirk des Rautenhirns und in solcher Weise, macerirend einwirken sollte, wäre ein Novum.

Dürfte man also die Veranlassung zu dieser Kerbbildung resp. Continuitätstrennung nicht in der Action der Conservirungsflüssigkeit suchen, so bliebe nur die Alternative: dass es sich um spontan auftretende Differenzirungen innerhalb der die Wandungen des Rautenhirns bildenden Medullarwülste handle, welche auf entwicklungsphysiologischer — eventuell pathologischer Basis zu begreifen wären, oder dass es sich um die letzten Spuren einer phylogenetisch aufzufassenden Structur handle, die sich wie schon manch andre, grade bei *Torpedo*-Embryonen erhalten habe, aber selbst da nur noch sporadisch auftrete.

Da ich nicht im Stande bin, für die erste der Alternativen wesentliche Argumente beizubringen, so möchte ich für die zweite geltend machen, dass die Continuitätstrennung zwischen den einzelnen Neuromeren an die Auffassung erinnert, im Medullarrohre der Wirbelthiere eine lange Reihe ursprünglich räumlich geschiedener Ganglienpaare vor sich zu sehen, deren jedes durch eigne Nerven mit der Peripherie, durch Quer- und Längscommissuren aber mit seinen Nachbarn in Zusammenhang stand, nach Art der bei Anneliden und Arthropoden sich darstellenden Organisationen.

Ohne an dieser Stelle eine solche Auffassung weiter zu begründen und aus ihr weitere Argumente zu ziehen, will ich nun über die Neuromerenbildung bei *Mustelus vulgaris* sprechen.

2. Neuromerie bei *Mustelus vulgaris*.

Embryonen von weniger als 4 mm Länge zeigen beginnende neuromerische Anschwellungen nur im Bereich der Verdickung des zur Ohrblase bestimmten Theils des Ectoderms, wie Taf. 20 Fig. 1 sie darstellt. Man sieht neben, hinter und vor dieser Ohranschwellung die wellenförmige äußere Contur der Medullarwülste, welcher die innere nicht im gleichen Maaße entspricht. Auf den dorsaler gelegenen Schnitten sieht man die Ganglienleisten-Wucherung vor sich gehen: aber nur das Stück derselben, aus welchem die Facialis-Gruppe herzorgehen soll, reicht bis auf den Schnitt hinab, der in Fig. 1 abgebildet ist. Der Glossopharyngeus-Abschnitt ist noch nicht scharf differenzirt, wenigstens nicht ventralwärts. Vor dem Facialis-Abschnitt liegen zwei Neuromere, deren ersteres ohne Ganglienleisten-Wucherung besteht, während das zweite an seinem Vorderende seitlich tiefer von dem vor ihm liegenden Theil des Medullarrohrs abgesetzt ist als die übrigen; auf den weiter ventralwärts folgenden Schnitten ist es von einer Kappe der lateralwärts wuchernden Ganglienleiste umgeben, aus welcher später die Trigeminus-Platte sich formt. Hier weicht das Lumen des Medullarrohrs — also des späteren Rautenhirns — am meisten auseinander, seine innere Contur ist fast kreisförmig gebogen. Davor findet sich auf der inneren Circumferenz dieses Rautenhirn-Abschnitts eine kleine Vorragung in das Lumen hinein, die erste Andeutung des vor dem Trigeminus-Neuromer sich differenzirenden Kleinhirns — oder Trochlearis-Neuromers, welches ohne weitere Einschnürung in das Mittelhirn hinüber führt, dabei aber etwas schmäler erscheint, als sowohl das eigentliche Trigeminus-Neuromer, wie auch das sich vorn daran anschließende Mittelhirn. Es dürfte die Anschaulichkeit dieser Verhältnisse wesentlich fördern, ein paar Sagittalschnitte dieses Stadiums abzubilden; Taf. 20 Fig. 2*a* gibt einen derselben wieder, welcher grade durch die sagittale Medianebene gelegt ist, und Fig. 2*b* einen zweiten, mehr lateralwärts gelegenen, welcher neuromerische Anschwellungen erkennen lässt.

Embryo XXVII 773 von 5 mm Länge zeigt gleichzeitig die

stärkere Hervorwölbung der Neuromeren des Rautenhirns, wie die seitliche Druckwirkung des sich nach innen einstülpenden Ohrblasen-Epithels auf den entsprechenden Bezirk des Medullarrohrs, das dadurch an seitlicher Hervorwölbung behindert wird, wie denn auch durch dieselbe Ursache ein Herabsteigen der über der Ohrblase grade wie über den Facialis und Glossopharyngeus-Neuromeren sich bildenden Ganglienleiste gehemmt wird, welche vielmehr in die Massen der beiden Nachbarn gedrängt wird. Die oberen, also der Flügelplatte zugehörigen Theile des Rautenhirns zeigen eine beträchtlich stärkere Ausbildung ihrer metamerischen Wölbungen (773 I 11) (Taf. 20 Fig. 3*a*), als die mehr ventral gelegenen (II 1, Fig. 3*b*), wie das ja auch bei *Torpedo* der Fall ist, wo die Spalten und Kerben sich nur auf die Flügelplatte beziehen. Das längste, vorderste, also das Trochlearis- oder Kleinhirn-Neuromer ist durch eine tiefere Einschnürung von dem eigentlichen Trigeminus-Neuromer geschieden, lässt aber bis zum Mittelhirn keine weitere Einschnürung erkennen, auch nicht auf sagittalen Schnitten.

Embryo 771 von 6 mm Länge zeigt nun schon einen wesentlichen Unterschied gegen seine Vorgänger, insofern die Ohrblase anfängt, sich über ihren ursprünglichen Bezirk nach hinten auszudehnen (Taf. 20 Fig. 4) XXVII 771 II 7, so dass es erscheint, als gehörten der Ohrblase zwei Neuromeren an. Hierdurch wird die ursprüngliche Insertion des Glossopharyngeus scheinbar um ein Neuromer nach hinten verschoben, resp. die Wurzelfasern desselben genöthigt, weiter nach vorn zu greifen, um ihre ursprünglichen Ansatzpunkte zu erreichen. Zwischen beiden Ohrblasen in der Mitte erscheint die Einschnürung, welche das Ohr-Neuromer vom ursprünglichen Glossopharyngeus-Neuromer scheidet. Dicht vor dem Ohr-Neuromer buchtet sich das Facialis-Neuromer weit nach den Seiten aus, daneben liegt jederseits die dicke Ganglienleisten-Zellmasse der Facialis-Platte, welche in sich die Elemente des Acusticus enthält — woraus wohl zu schließen ist, dass der für das Neuromer der Ohrblase bestimmte und durch deren nach innen gerichtete Entwicklung gehemmte Theil der Ganglienleiste sich seine Bahn nach vorwärts, in die Facialis-Masse gesucht und so indirect den Zusammenhang mit der Ohrblase gefunden hat. Das vor dem Facialis-Neuromer sich findende, von keiner Entwicklung der Ganglienleiste betroffene Neuromer bildet sich lateralwärts noch stärker als das Facialis-Neuromer aus, wird aber wiederum seinerseits durch eine starke Einschnürung, die sich nach innen als ein

spitzer Vorsprung in den Neural-Canal geltend macht, abgegrenzt. Auf dieses Neuromer greifen später die Wurzeln des G. Gasseri über, welches schon jetzt in der Einschnürung Platz findet, die das eigentliche Trigeminus-Neuromer von seinem nervenfreien Nachbarn trennt. Das Trigeminus-Neuromer seinerseits, breit und wohlgerundet, setzt sich von dem vor ihm liegenden Trochlearis-Neuromer nur durch eine kaum merkliche Verschmälerung der Wandungen ab; letzteres aber, das eigentliche Kleinhirn-Neuromer, erstreckt sich ohne weitere Einschnürung bis zum Mittelhirn, seitlich begleitet von den Wucherungen der Ganglienleisten-Zellmasse des Rautenhirns, die über dem Dache des späteren Isthmus ihr Ende findet.

Bei Embryonen von 7 mm Länge lässt sich nun auch schon constatiren, dass in der Anordnung der Medullarzellen an den Berührungsstellen der Neuromere jene schon bei *Torpedo* beobachtete Scheidung sich anbahnt, welche den optischen Ausdruck einer feinen plasmatischen Demarcationslinie gewinnt, über welche kein Kern des einen Neuromers in den des andern hinüberragt. Freilich ist eine solche kernfreie Demarcationslinie durchaus nicht an allen Berührungsflächen der Neuromeren beobachtbar: dass sie desshalb auch nicht existire, braucht nicht ohne Weiteres gefolgert zu werden, da die geringste Verschiebung der Schnittrichtung sie verdecken kann. Keinenfalls aber ist diese Demarcationslinie bei den Embryonen von *Mustelus* so klar und bestimmt wie bei *Torpedo* — und eine wirkliche räumliche Trennung zweier Neuromeren durch Kerben oder gar durch Spalten ist mir bei *Mustelus*-Embryonen nicht vorgekommen. Wo aber diese Demarcationslinien sich finden, werden sie auch meistens begleitet von den gleichfalls in dem Stadium von 7—8 mm Länge zuerst auftretenden, in das Innere des Medullarrohrs vorspringenden Kanten oder Pfeilern, die, wie wir bei *Torpedo* sahen, von unten her die Spalten ausfüllten und bei *Mustelus* durch die Spitzen der aneinander grenzenden und sich aneinander abplattenden, im Querschnitt z. B. wie eine Mondsichel erscheinenden Neuromeren gebildet werden.

Bei Embryonen von 9 mm Länge vergrößert und verlängert sich das ganze vordere Neuralrohr, und diese Verlängerung spricht sich im Einzelnen dadurch aus, dass die Rautenhirn-Neuromeren alle in der Länge zugenommen haben, dass die beiden Ohrblasen zwei Neuromeren zwischen sich fassen, und Facialis-Acusticus sowohl wie Glossopharyngeus weiter von einander entfernt liegen. Auch das

G. Gasseri beginnt schon seine Wurzel-Anlagen über die Einschnürung der beiden benachbarten Neuromeren auszudehnen und dadurch beide als sich zugehörig zu markiren.

Bei den Embryonen von 10—20 mm Länge strecken sich die Neuromeren immer weiter in die Länge, die Kanten und Pfeiler bleiben anfänglich noch sehr deutlich wahrnehmbar, gerathen aber allmählich in Wegfall, so dass man bei größeren Embryonen nur noch selten an der Configuration des immer größere Ausdehnung gewinnenden IV. Ventrikels davon etwas gewahr wird.

An dieser Stelle möge bemerkt werden, dass bei den Stadien zwischen 10 und 20 mm die Wurzelbildung des G. Gasseri sich allmählich so verschiebt, dass sie mehr auf das vor dem Facialis-Neuromer gelegene, von anlagernden Ganglienleistenzellen ursprünglich freie Neuromer übergreift, während die dem ursprünglichen Trigeminus-Neuromer anlagernden Zellmassen der Rautenhirnplatte nur die vorderen, oft rudimentär werdenden Wurzeln des G. Gasseri in sich aufnehmen. Bei vergleichender Betrachtung dieser Verhältnisse wird man später gewahr, dass die einzelnen Selachier in dieser Beziehung variiren; solche Varianten haben vielleicht eine weiter greifende phylogenetische Bedeutung und müssen desshalb constatirt werden.

Was von *Mustelus* in der Frage der Hinterhirn-Neuromeren hier mitgetheilt ward, gilt auch in allem Wesentlichen für *Scyllium* und *Pristiurus*; auch bei den mir weniger zahlreich zu Gebote stehenden Embryonen von *Heptanchus*, *Acanthias* und *Galeus* walten dieselben Verhältnisse ob; nur bei *Raja*-Embryonen lassen sich noch Besonderheiten nachweisen, die in dem nachfolgenden Abschnitt dargelegt werden sollen.

3. Neuromerenbildung bei *Raja*-Embryonen.

Es zeigt sich bei Embryonen von *Raja batis* von 10 mm Länge, dass der hintere Theil des Trochlearis- oder Kleinhirn-Neuromers in seiner Configuration eine dem darauf folgenden Trigeminus-Neuromer gleichende seitliche Vorwölbung aufweist, die aber in ihrer Lagerung von den übrigen Rautenhirn-Neuromeren abweicht. Die letzteren stellen die immer mehr auseinander weichenden Seitenwandungen der Fossa rhomboidea dar, die hintere Abtheilung des Trochlearis-Neuromers aber die kürzeren Vorderwandungen. In der That zeigt sich eine bestimmte Differenzirung des vorderen gegenüber dem hinteren Theile des

Trochlearis- s. Kleinhirn-Neuromers: der vordere Theil bleibt geschlossen und behält eine compacte Decke, während der hintere ebenso offen wie die übrigen Neuromere sich gestaltet, und seine Decke sich an der Bildung der dünneren Rautenhirndecke betheiligt.

Um diese Verhältnisse indess so klar als möglich zu stellen, möchte ich, abweichend von der Darstellung von *Torpedo* und *Mustelus*, die Entwicklungsweise der Neuromeren des Rautenhirns von *Raja* in Sagittalschnitten geben (Taf. 22 Fig. 7*d*, 8*a* und *b*). Dazu bewegt mich der Umstand, dass die Neuromeren von *Raja* sehr viel stärker seitlich vorgewölbt erscheinen, als bei den andern Selachiern, Sagittalschnitte also die einzelnen Neuromeren gesondert an ihren äußersten convexen Seitentheilen treffen. Mag diese Schnittrichtung auch für die meisten der Rautenhirn-Neuromeren kein andres Resultat ergeben, als es sich auch bei Horizontalschnitten ergibt: grade aber bei dem vordersten Neuromer, dem Trochlearis- oder Kleinhirn-Neuromer, leistet die sagittale Schnittrichtung desshalb mehr, als die horizontale, weil im Bereich dieses Neuromers die Kopfbeuge statthat, und die Lagerung der Seitenwände zum Medullar-Canale auf Horizontalschnitten sich nicht übersehen lässt.

Bei einem sagittal geschnittenen Embryo von 10 mm Länge, z. B. VI 338 I 8, sieht man die Neuromeren des Acusticus, Facialis, Trigeminus II und I als ebenso viele dorsal d. h. gegen die Rautengrube zu concave, ventral d. h. gegen die Aorta zu convexe, ungefähr gleichgroße Abschnitte auf einander folgen: zwischen je zwei dieser Concavitäten ragen zugespitzte Pfeiler in die Höhlung der Rautengrube vor, von denen sich blasse, kernlose, etwas unregelmäßige Linien bis zu den Einbuchtungen erstrecken, die sich an der Außenseite der Neuromeren zwischen ihren convexen Abschnitten finden; Pfeiler und kernlose Linien stellen eben die Grenzen der einzelnen Neuromere dar.

Nun trifft man aber vor dem Trigeminus I-Neuromer noch eine weitere ähnliche Abtheilung, nur um weniges kleiner, aber sonst im Wesentlichen genau so gebildet, an deren Neuromeren-Natur Niemand zweifeln würde, der sie unbefangen ins Auge fasst: dieselbe, vielleicht noch stärker gekrümmte Concavität, dieselbe halbmondförmige Zellmasse, die nach außen ebenso stark convex gekrümmt ist, die aber, statt sich an die vorhergehenden Neuromeren in gerader Linie anzuschließen, sich vielmehr nach oben richtet, um

die Rautengrube nach vorn abzuschließen. Grade da, wo die Convexität dieses vordersten Neuromers liegt, liegt auch die Hirnbeuge; die durch den Neural-Canal ideell gelegte Achse beugt sich gerade an dieser Stelle, wenn auch nicht in rechtwinkliger Knickung, so doch in abgerundeter Krümmung um etwa 90°. Unterhalb und vor diesem vordersten Neuromer sieht man nun auf diesem Schnitt 338 I 7 den Anschnitt einer weiteren Hirnpartie, deren Convexität aber weniger weit seitlich vorragt, als die übrigen Rautenhirn-Neuromere: es ist die äußerste Partie des eigentlichen Kleinhirn-Neuromers, an dessen vorderer dorsaler Partie das Chiasma des Trochlearis sich bildet, der Isthmus. Diese äußere, durch den Sagittalschnitt getroffene Partie ist also die am meisten seitlich vorragende Schicht. Oralwärts schließt sich die Zellmasse, die so angeschnitten erscheint, dem Mittelhirn an, ist also in der That die ursprünglich in grader Linie auf das Rautenhirn folgende Partie des Hirnrohrs, welche eben nur durch die Hirnbeuge zu dieser veränderten Lagerung gegenüber dem vordersten Neuromer des Rautenhirns gebracht ward. Diese Zellmasse, welche auf Schnitt I 7 nur in ihrer äußersten convexen Partie getroffen wird, zeigt sich auf den weiteren Schnitten in folgender Verfassung. Schnitt I 6 zeigt bereits den unmittelbaren Zusammenhang sowohl mit dem vordersten Neuromer des Rautenhirns, wie mit dem Mittelhirn, gegen beide aber durch eine seichte Querfurche noch abgetrennt; auf Schnitt I 5 ist der Zusammenhang mit dem Rautenhirn bereits stärker, aber man kann immer noch eine convexe Linie zwischen ihr und dem vordersten Neuromer erkennen, durch welche letzteres sich umgrenzt; das Mittelhirn ist noch durch die Querfurche abgesetzt. Auf I 4 gehen die angrenzenden Zellmassen in einander über, ebenso auf I 3—1. Auf 337 IV 14 und 13 höhlt sich die Innenseite jenes Kleinhirn-Neuromers aus, d. h. es zeigt sich die entsprechende Concavität der nach außen convexen Seitenwand des Kleinhirn-Neuromers. Diese Concavität steht ihrerseits zwar im Zusammenhang mit der Concavität des vordersten Rautenhirn-Neuromers, aber ihre Sehnen stehen im Winkel von 45° zu einander, eben weil die Hirnbeuge grade an der Grenze liegt zwischen dem vorderen Neuromer, das den Abschluss der Rautengrube bildet, und dem Kleinhirn-Neuromer, das den Isthmus bildet und zum Mittelhirn führt.

Bei den Embryonen von *Scyll. canicula*, besonders wenn sie die Größe von 8 mm erreicht haben, finden sich ähnliche Verhältnisse,

auch bei ihnen macht sich das Kleinhirn-Neuromer durch besondere Anschwellung gegenüber dem das Rautenhirn abschließenden Neuromer geltend.

Alle früheren Forscher, welche sich mit der Frage der Neuromere beschäftigten, haben diese beiden Abtheilungen, von denen ich eben gehandelt habe, als ein einziges Neuromer angesehen, — mit der einzigen Ausnahme ZIMMERMANN's, welcher in seinem Vortrage »über die Metamerie des Wirbelthierkopfes« (Verh. Anat. Ges. 5. Vers. München 1891 pag. 110) von seinem 6. Encephalomer bemerkt, »es liegt an einer stark geknickten Stelle des Neuralrohres und ist in Folge dessen nur an seiner dorsalen Seite gut entwickelt, erreicht aber die ventrale Seite des Rohres nicht, da sich dort das 5. und 7. Encephalomer berühren. Wenn nun,« fährt ZIMMERMANN fort, »wie ich glaube, der Trochlearis nicht zum Mittelhirn gehört, so kann sein Ursprung, der sich ganz ventral findet, nur im 7. Encephalomer liegen etc.«

KUPFFER, der letzte Autor, der in seiner »Morphogenie des Centralnervensystems« (HERTWIGS Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wirbelthiere) die bisher erschienene Literatur über die Neuromerenfrage vergleichend und kritisch zusammenfasst, bemerkt zu diesen Äußerungen ZIMMERMANN's pg. 157: »ZIMMERMANN's Angaben über das Verhältnis der Nerven zu dem hinter dem Mittelhirn gelegenen Encephalomer harmoniren nicht mit dem, was seit BÉRANECK als festgestellt zu gelten hat. Es müsste nämlich nach ZIMMERMANN's Zählung das sechste Encephalomer, d. h. das erste an seiner »Hinterhirnblase«, doch bereits zum Rautenhirn gerechnet werden. Dann hätte man aber weiter zu erwarten, dass er den Trigeminus (Maxillo-Mandibularis) mit dem siebenten, den Acustico-Facialis mit dem neunten usw. in Verbindung brächte. Statt dessen spricht er dem 7. einen dorsalen und lateralen Nerven überhaupt ab und verschiebt die dorsalen Wurzeln des Trigeminus und Acustico-Facialis um ein Encephalomer caudalwärts. Von dem 6. Encephalomer seiner Zählung sagt er aber, es liege an einer stark gekrümmten Stelle des Neuralrohrs und sei nur dorsal zu sehen, erreiche die ventrale Seite nicht. Das kann sich wiederum nicht auf das erste Rautenhirnneuromer (Kleinhirn-Neuromer KUPFFER) beziehen, da dieses auch am Boden deutlich abgegrenzt ist. — Bei den von ZIMMERMANN benutzten Objecten (Elasmobranchier, Hühnchen, Kaninchen) wächst das erste Rautenhirnneuromer bald lang aus, bleibt hinten breit und verschmälert sich gegen die Fissura rhombo-mesencephalica hin be-

trächtlich. Ich möchte daher annehmen, dass, was er als 6. unvollständig begrenztes Neuromer aufführt, nur der vorderen schmalen Region eines in der Anlage einheitlichen Neuromers entspricht. Dann wäre die Verwirrung behoben.«

Diese Erörterung KUPFFERS deutet darauf hin, dass ZIMMERMANN zwar, wie ich glaube, den Thatbestand besser erkannt hat, als die übrigen Forscher, welche sich mit der Neuromerenfrage beschäftigt haben, KUPFFER eingeschlossen, dass er aber doch nicht ins Klare gekommen ist über die Frage der peripheren Nerven, die dem 6. und 7. Neuromere zukommen, resp. einstmals zugekommen sein müssen. Was er über den Trochlearis sagt, stimmt aber nur in so weit, als er seine Zugehörigkeit zum Mittelhirn leugnet; der Ursprung des jetzigen Trochlearis liegt indessen nicht im 7., sondern im 6. ZIMMERMANNschen Neuromer, also in dem eigentlichen Kleinhirn-Neuromer; sein 7. aber entspricht dem von mir als vorderstes Rautenhirn-Neuromer bezeichneten Neuromer, das den vorderen Abschluss der Rautengrube, (das hintere Marksegel MICHALKOWIZ) resp. die Recessus laterales der Autoren bildet, und jetzt keinen dorsalen oder lateralen Nerven mehr besitzt, wohl aber, wie die Darlegung der folgenden Studie vermuthen lässt, früher einen solchen besessen haben dürfte, dessen noch vorhandene Rudimente bei *Torpedo* etc. wahrscheinlich in die embryonalen Bahnen der Trochlearis aufgehen.

Wenn KUPFFER annimmt, das erste Rautenhirn-Neuromer wachse »lang aus, bleibe hinten breit und verschmälere sich gegen die Fissura rhombo-mesencephalica hin«, so meint er offenbar mit dieser Beschreibung das, was ich durch meine Beobachtungen an Selachiern und zumal an *Raja*-Embryonen als Verschmelzung zweier von Hause aus selbständig zu denkenden Neuromere ansehe. Der »hinten breit bleibende« Abschnitt wäre eben das vorderste Rautenhirn-Neuromer, das anscheinend gegen das Mittelhirn »auswächst«, aber durch seine ganze anfängliche Configuration dem eigentlichen Rautenhirn-Neuromer gleicht und in seiner definitiven Lagerung sich mehr als den Abschluss der Rautengrube, denn als einen Theil des Kleinhirns zu erkennen gibt. Auch betheiligt sich der dorsale Abschnitt dieses vordersten Rautenhirn-Neuromers zu seinem, wenn auch geringen Theil an der Bildung des Ependyms der Rautengrube, während das Dach des vor ihm liegenden Kleinhirn-Neuromers sich zu den mächtigen Gyri des Kleinhirns umgestaltet, also eine gründlich verschiedene Entwicklungsrichtung einschlägt.

Es ist nun aber auffallend, dass ZIMMERMANN, was auch KUPFFER hervorhebt, von dem 6., also dem eigentlichen Kleinhirn-Neuromer behauptet, es entbehre des ventralen Abschnittes. Dies trifft, wenigstens bei Selachiern, vielleicht bei dem 7. zu, das sich in seiner Gesammtrichtung von vornherein so verschiebt, dass sein ventraler Abschnitt sich an den lateralen des Kleinhirn-Neuromers anlöthet, eben zufolge der Beugung der Hirnachse um 90°. Diese Beugung hat begreiflicher Weise auch zur Folge, dass die diesen beiden Neuromeren ursprünglich wohl zukommende äußere Trennungsfurche verstreicht; sie ist aber auf Sagittalschnitten bei Embryonen von 1—2 mm noch angedeutet und leicht zu constatiren, weil der geringere Breitendurchmesser des Kleinhirn-Neuromers die Unabhängigkeit beider Abschnitte auf Sagittalschnitten besonders deutlich erscheinen lässt. Durch die Beugung der Hirnachse zwischen dem 6. und 7. Neuromer wird nun in der That der ventrale Abschnitt beider gegen einander am stärksten zusammengedrückt und verschoben, und so geräth der Haupttheil der Gesammtwandungen des 7., also des vordersten Rautenhirn-Neuromers, unter das Kleinhirn; er bildet, wie schon oben angedeutet, die beträchtlichen Recessus laterales. Er entbehrt also auch nicht völlig des ventralen Theils, nur ist derselbe geringer ausgefallen, als es der Fall gewesen wäre, wenn die Hirnbeuge nicht grade hier sich besonders geltend machte. Dem 6. Neuromer fehlt aber, wie schon KUPFFER gegen ZIMMERMANN betont, sicherlich nicht der ventrale Abschnitt; derselbe liegt nämlich in der Bodenplatte des Kleinhirns vor, wird aber freilich durch die colossale Entwicklung der Deck- und Seitenplatten sehr in den Schatten gedrängt.

Ist nun auch dieser Gegensatz in der Entwicklungsweise des 6. und 7. ZIMMERMANNschen Neuromers — ich lasse wohlweislich dahingestellt, ob die Zahlen der Gesammtheit der Neuromeren des Mittel-, Zwischen- und Vorderhirns, wie ZIMMERMANN und Andere sie berechnen, der Wirklichkeit entsprechen! — bei *Raja* besonders in die Augen fallend, so fehlt er auch nicht bei den andern Selachiern, tritt aber bei weitem weniger hervor, wodurch eben leicht die Auffassung entstehen konnte, die KUPFFER und Andere von der Natur des Kleinhirn-Neuromers gewonnen haben[1].

---

[1] Nach Abfassung dieses Abschnittes habe ich auch Gelegenheit gehabt, an einigen Embryonen von *Lacerta muralis* die Anordnung der Neuromeren, besonders auf Sagittalschnitten, zu prüfen, und bin dabei in der hier vorgetragenen Auffassung über die Natur des Kleinhirn-Neuromers bestärkt worden. Bei Em-

Was nun die in den einleitenden Worten betonte Aufgabe anlangt, die Ermittlung der Neuromeren-Zahl der einzelnen Hirn-Abtheilungen nicht bloß durch die unmittelbare Zählung des an den Embryonen vorgefundenen Thatbestandes zu bewirken, sondern für jedes, sich durch solche Zählung ergebende Neuromer auch den Antheil festzustellen, den die peripherischen Nerven, die Mesoderm-Bildungen und die Entoderm-Formationen zur Ergänzung eines vollständigen Metamers haben, so wird die vorliegende Studie sich derselben für die 4 Neuromeren unterziehen, die dem Bereich der Trigeminus-Platte zugehören, resp. zwischen Facialis-Neuromer und Mittelhirn gelegen sind. Erst wenn diese Arbeit geleistet ist, kann der Wahrscheinlichkeitsbeweis als geliefert angesehen werden, dass die Neuromere wirklichen Ur-Metameren entsprechen und für die einstmalige Existenz solcher Ur-Metameren auch an den Stellen als Indicienbeweis gebraucht werden können, wo die phylogenetische Entwicklung die andern constitutiven Elemente des Ur-Metamers unterdrückt oder so umgestaltet hat, dass sie für den Untersucher fast unkenntlich geworden sind. Am Schluss dieser Studie wird desshalb dieses Thema noch einmal aufgegriffen und dabei der Thatbestand der Trigeminus- und Trochlearis-Entwicklung mit der Feststellung der Neuromeren-Zahl einerseits und der in der 23. Studie ermittelten Bedeutung der Mandibularhöhle andrerseits verglichen und die Folgerungen gezogen werden.

An dieser Stelle aber will ich auf die Argumente desjenigen Forschers eingehen, welcher die Faltungen etc. der Neuromeren nicht für ausreichend erachtet, in ihnen letzte Andeutungen urgeschichtlicher Art, d. h. von Ur-Metameren zu erblicken, Froriep's.

In den »Verhandl. Anat. Ges. 6. Vers.« 1892 bespricht Froriep unter dem Titel »Zur Frage der sog. Neuromerie« (l. c. pag. 162—167) die von ihm an Maulwurfs-Embryonen im Bereich des Mittel- und Zwischenhirns aufgefundenen »Abschnitte, welche annähernd gleich lang und durch deutliche Furchen von einander abgegrenzt, bei der äußeren Betrachtung durchaus den Eindruck machten, dass es sich dabei um gleichartige Gliedstücke des Gehirnrohrs handelte«. Es betraf Maulwurf-Embryonen von 5,5 mm Länge. Froriep ist aber von dieser Interpretation zurückgekommen, »weil man sieht,

---

bryonen, welche eine Kopfhöhe von 0,8 mm (nach Peter-Keibelschen Normentafeln) besitzen, lässt sich an diesem Neuromer eine feine Theilung beobachten, die einen etwas kleineren hinteren Abschnitt von dem größeren vorderen scheidet, wodurch beide den vorhergehenden Rautenhirn-Neuromeren in ihrem Umfange ähnlicher werden.



dass jüngere Embryonen nichts von einer derartigen Gliederung zeigen, sondern an Gehirnen, welche eben erst in das fünfgliedrige Stadium der Entwicklung eingetreten sind, die bekannten Regionen des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns ohne weitere Unterabtheilungen unterscheiden lassen. Erst verhältnismäßig spät machen sich die Einschnürungen bemerklich und bestehen auch nur während einer kurzen Periode der Entwicklung, jener Übergangsperiode, welche zur definitiven Ausgestaltung des Gehirns hinüberführt .... Diese Falten am Mittelhirn verhalten sich demnach ebenso, wie die bekannten Faltungen des Hinterhirns, welche in dem gleichen Stadium sich ebenfalls auf der Höhe ihrer Ausbildung befinden, dann aber auch bald wieder verschwinden, so dass schon bei Embryonen von 8 mm, wo das Mittelhirn wieder glatt ist, auch am Hinterhirn kaum noch Andeutungen vorhanden sind. — Die Hinterhirnfalten stehen, wie bekannt, in gewissen Beziehungen zu einigen Hirnnerven. Es sind bei den in Rede stehenden Embryonen sieben solche Falten zu unterscheiden. Die erste Falte entspricht dem Kleinhirn, an der zweiten entspringt der Trigeminus und greift auf die dritte über. An der vierten entspringt der Acustico-Facialis; der fünften liegt die Gehörblase an, zu der sechsten steht der Glossopharyngeus, zur siebenten und letzten der Vagus in Beziehung«. »Diese Beziehungen«, fährt Froriep dann aber fort, »sind aber keineswegs derart, dass die beiden Bestandtheile Nerv und Hinterhirnfalte wie Bestandtheile eines einheitlichen Organes erscheinen. Die Nerven, besonders Trigeminus und Facialis, greifen mit ihren Ursprungsbezirken über das Gebiet der zu ihnen gehörigen Falten hinaus und sind in ihren Beziehungen zu letzteren durchaus nicht so constant, wie es zu erwarten wäre, wenn hier primäre Glieder des Nervensystems vorlägen. Es macht vielmehr den Eindruck, als ob zwar das Vorhandensein und die Lage der Nerven allerdings die Lage der Falten bestimmen, als ob aber das Zustandekommen der Falten selbst eine passiv-mechanische Erscheinung wäre, verursacht durch das rasche Längenwachsthum im engen Raum. Ich bin demnach auf Grund meiner jetzigen Erfahrungen sehr geneigt, all diese spät auftretenden und rasch vorübergehenden Segmentirungen am Gehirn als morphogenetisch unwesentliche Erscheinungen zu betrachten.«

Froriep hat, wie mir scheint, vollkommen Recht, wenn er die ursächlichen Beziehungen der jetzigen Hirnnerven, wie sie sich auch in den Selachier-Embryonen anlegen, zu den im Hinterhirn derselben Embryonen auftretenden Spalten in Zweifel zieht, besonders,

da eine Anzahl der durch die Spalten begrenzten oder bezeichneten »Faltungen« ohne den Zusammenhang mit solchen Nerven bestehen. Wenn er aber die Ursache der Faltenbildung auf passiv-mechanische, durch das in zu engem Raume geschehende Längenwachsthum der Medullarwülste schiebt, so glaube ich kaum, dass diese Vermuthung ausreichen dürfte.

Vielleicht ist es mir nun gelungen, einen neuen Factor zur Beurtheilung dieser ganzen Problemwelt einzuführen in den bei *Torp. ocellata* entdeckten Spalten, Kerben und Continuitätstrennungen der Medullarwülste. Wenn den früheren Angaben gegenüber FRORIEP die Faltungen des Medullarrohres, speciell des Hinterhirns als eine passiv-mechanische, auf rasches Wachsthum in zu engem Raume beruhende Erscheinung beurtheilen konnte, so werden die Kerben und Spalten des Hinterhirns bei *Torp. ocellata* auf die gleichen wirkenden Kräfte schwerlich geschoben werden können, da sie vielmehr umgekehrt leere Räume schaffen, die wohl erst allmählich durch Zellvermehrung wieder aufgefüllt werden. Was also kann das Auftreten der Kerben, ja das totale Auseinanderweichen der Medullarwülste bei den Embryonen von *Torpedo* veranlassen? Ich habe schon oben pag. 155 die Möglichkeiten erörtert, diese Spalten und Kerben durch mechanische oder chemische Artefacte zu erklären, und konnte nicht finden, dass eine solche Erklärung ausreiche. Die Erscheinung tritt ein bei Embryonen von 5 mm Länge, sie verschwindet wiederum bei Embryonen von 8—10 mm, tritt nicht immer auf, findet sich oft nur auf der einen Seite, — man müsste also, wollte man doch irgend welche mechanische Veranlassungen erdenken, annehmen, dass dieselben nur auf der einen Seite eingriffen, wofür dann wieder besondere Ursachen ausfindig gemacht werden müssten. Auch von der Kategorie »formativer Reize« als Auslösung dieser Kerben- und Spaltenbildungen vermag ich keinen Erfolg vorauszusehen, chemotaktische Einflüsse oder ähnliche, aus dem Arsenal der »exacten« Morphologie genommene Hilfsmittel erwecken ebensowenig Aussicht auf erfolgreiche Lösungen — so bleiben wir also einstweilen auf die große Unwissenheitskategorie »Vererbung« beschränkt, die uns aber wenigstens erlaubt, historische Kriterien da zur Aufdeckung eines Zusammenhanges zu benutzen, wo andere Erklärungen nicht zur Verfügung stehen. Und so scheint es jedenfalls erlaubt, in diesen Kerben und Spalten letzte Andeutungen einer Segmentation des Medullarrohres nach Art des Bauchmark-Ganglienstranges der Articulaten und Anneliden vermuthen

zu dürfen. Wenn sich aber eine solche atavistische Structur bisher nur bei Embryonen von *Torpedo* gezeigt hat, dagegen nicht bei andern Vertebraten-, selbst nicht andern Selachier-Embryonen, so sei eben nochmal darauf hingewiesen, dass sie auch bei *Torpedo* nicht regelmäßig auftritt, dass sie aber da, wo sie auftritt, von Processen gefolgt wird, die sich nicht nur bei allen übrigen Selachiern, sondern höchst wahrscheinlich bei allen Vertebraten bis hinauf zu den Säugethieren wiederholen, nämlich von der Ausbildung der in mehr oder weniger regelmäßigen Intervallen sich findenden Kanten oder Pfeiler (»ridges« der amerikanischen Forscher). Dadurch, dass diese an die Stelle der Kerben treten, stellen sie ein onto- und phylogenetisch späteres Gebilde dar und erlauben den Schluss, es seien auch da, wo keine Kerben und Spalten mehr beobachtet werden, dennoch in früheren phylogenetischen Epochen die Theilstücke des Medullarrohrs ebenfalls in Gestalt solcher von einander durch Zwischenräume geschiedener, abgerundeter »ganglienartiger« Segmente vorhanden gewesen. Und wenn dadurch auf einen phylogenetisch-primitiveren Zustand verwiesen wird, der durch keinen »niederen« Organisationstypus eines lebenden oder paläontologisch reconstruirbaren Vertebraten mehr repräsentirt wird, so wird dem Verfasser dieser Studien der Hinweis auf Anneliden und Arthropoden um so weniger verübelt werden können, als er im »Ursprung der Wirbelthiere« seinen Feldzug zu Gunsten der Anneliden-Abstammungstheorie mit dem Hinweis auf die bei den Teleostier-Embryonen leicht beobachtbaren Neuromeren des Hinterhirns begann, welche ihn vor 30 und mehr Jahren beschäftigten und in ihm die ersten Keime dieser Theorie hervorriefen.

Zusammenfassung.

Eine vorübergehende Gliederung des Hirns in die sogenannten Neuromeren findet bei allen Selachier-Embryonen statt. Diese Gliederung spricht sich in der Gegend des Rautenhirns und Kleinhirns darin aus, dass die Medullarwandungen in nach außen convexe und nach innen concave Abschnitte gegliedert erscheinen. Außen entspricht eine Einschnürung, innen eine zugespitzte Vorragung den Grenzen, wo sich diese Neuromeren berühren.

Bei *Torpedo ocellata*-Embryonen finden sich in den Stadien von 5—10 mm Länge gelegentlich innere Kerben oder auch die ganze Breite der Medullarwülste durchsetzende Spalten, so weit die Flügelplatte in Betracht kommt. Diese Spalten findet man von dem

Ohr-Neuromer bis zum Kleinhirn-Neuromer, häufig aber nur auf einem Antimer und von ungleicher Entwicklung. Sie kommen auch am Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn vor.

Es ist schwierig, sie auf Artefacte des Conservirens, Einbettens oder Schneidens zurückzuführen; jedenfalls deutet ihr Entstehen oder Vorkommen an den Berührungspunkten je zweier Neuromere auf Differenzirungen in der Wand der Medullarwülste. Vielleicht lassen sie sich auf primitive Gliederung des Medullarrohrs in ursprünglich metamerisch getrennte Ganglienmassen nach Art der Articulaten beziehen.

Das als Kleinhirn bezeichnete Neuromer zeigt eine besondere Größenentwicklung und zugleich Differenzirung in zwei von einander wesentlich abweichende Elemente: das eigentliche Kleinhirn und den den vordersten, abschließenden Abschnitt der Rautenhöhle bildenden Theil. Obwohl eine deutliche Grenzfurche zwischen diesen beiden Abschnitten nach Art derjenigen, die zwischen den Neuromeren des Rautenhirns besteht, nicht zur Beobachtung kommt, lässt sich doch, besonders bei Embryonen von *Raja,* eine seichtere Einschnürung zwischen ihnen beobachten und scheint die Deutung zu erlauben, dass dieses große und so verschiedenartig differenzirte Neuromer aus zwei ursprünglich getrennten Neuromeren verschmolzen sei.

Um die metamerische Bedeutung dieser Metameren einigermaßen sicher zu stellen, bedarf es des Nachweises, dass jedem derselben die entsprechenden metamerischen Abschnitte des peripherischen Nervensystemes zukommen oder einstens zugekommen sein müssen. Dieser Nachweis wird für den Bereich des Trigeminus und Trochlearis, also für den vorderen Theil des Rautenhirns und des Kleinhirns in den weiter unten folgenden Abschnitten dieser Studie durch genauere Darlegung der Entwicklungsphänomene des Trigeminus-Astes N. ophthalmicus superficialis minor und des Trochlearis entsprochen.

II. Der Trochlearis bei Torpedo.

Für die Analyse der historischen Veränderungen, welche den Vorderkopf der Vertebraten betroffen haben, bietet sowohl das Centralnervensystem als auch das peripherische eine der vornehmsten Instanzen. So ward denn auch in den früheren (23 und 24) Studien über Mandibular- und Prämandibularhöhle bereits vielfach Bezug ge-

nommen auf ein Phänomen, welches in der descriptiven Embryologie seit Alters her unter dem Namen der Hirn- resp. Kopfbeuge bekannt ist: in jenen beiden Studien ward aber sorgfältig vermieden, diese beiden Namen für dieselben Processe zu gebrauchen, vielmehr ward implicite die Hirnbeuge als ein gesonderter, der Kopfbeuge vorangehender Process aufgefasst, dem freilich bei Selachiern überall die Kopfbeuge als umfassenderer, außer dem Centralnervensystem noch andre Körpertheile in Anspruch nehmender Process folgt.

Auch die erste Anlage des peripherischen Nervensystems des Vorderkopfes erleidet durch den Process der Hirn- und Kopfbeuge tiefgreifende Veränderungen ihres vorauszusetzenden ursprünglichen Zustandes, so dass es nicht möglich sein dürfte, ohne stete Bezugnahme auf denselben die Veränderungen und Verschiebungen klar zu legen, welche im Laufe der Äonen sich vollzogen haben. Wie ich aber schon in der 23. und 24. Studie fortgesetzt auf den Factor der Hirn- und Kopfbeuge hinweisen musste zur Aufklärung von Veränderungen, welche die vorderen Kopfhöhlen, d. h. also das Mesoderm, erlitten haben dürfte, so werde ich auch bei der Darstellung der Bildungsverhältnisse des peripherischen Nervensystems zumal des der Ganglienleiste entspringenden Theils darauf zu recurriren haben, immer aber unter dem Vorbehalt, den Process der Hirn- und Kopfbeuge selbst erst später in seinen essentiellen Erscheinungen zu behandeln.

Über die Ganglienleiste und ihre Derivate habe ich in der 22. Studie bereits Angaben gemacht, welche wohl den von GORONOWITSCH und Miss PLATT angebahnten Reformen unsrer Anschauungen über die Bedeutung dieses von BALFOUR zuerst mit dem Namen Ganglienleiste belegten Gebildes die Wege geebnet haben dürften. Ich konnte mich den von FRORIEP aufgestellten Anschauungen über getrennte Anlagen von Kopf- und Rumpfganglienleiste nicht anschließen, hielt vielmehr die Einheitlichkeit des ganzen Gebildes fest. In der vorliegenden Studie soll nun der Versuch gemacht werden, die Ganglienleiste des Vorderkopfes in ihrer ursprünglichen Anlage und weiteren Entwicklung mit Bezug auf die Processe zu verfolgen, welche zur Bildung des Trochlearis führen, dessen Zusammenhang mit der Ganglienleiste bisher nur problematisch war und dessen morphologische Bedeutung desshalb ein Gegenstand immer erneuter Debatten blieb.

Auch bei dieser Aufgabe bediene ich mich wieder des Materials,

welches mir meine Sammlung von Schnitten durch die Embryonen der verschiedensten Selachier gewährt, beginne aber mit der Darstellung des Befundes an den beiden *Torpedo*-Arten, deren Vorzüge, besonders gegenüber *Pristiurus*-Embryonen, an geeigneter Stelle hervorgehoben werden sollen.

1. *Torpedo marmorata.*

Die Embryonen von *T. marmorata* sind, wie ich schon öfters betont habe, beträchtlich größer als die von *T. ocellata*; desshalb findet man auch bei Embryonen von 2 mm Länge die Medullarwülste noch nicht geschlossen; dieser Process fängt vielmehr erst an, wenn der Embryo die erwähnte Länge erreicht hat. Während der Spalt zwischen Mittel- und Zwischenhirn noch klafft, die Schließung also noch nicht vollendet ist, beginnt in dieser Region an den terminalen Rändern der Medullarwülste durch Auflockerung ihrer Zellen der Process, welcher zur Bildung der Ganglienleiste führt und vorwärts wie rückwärts fortschreitet: vorwärts freilich nur, bis er über dem späteren Zwischenhirn, eine kleine Strecke vor dem späteren Neuroporus, Halt macht, die unmittelbare Umgebung des Neuroporus dabei unangetastet lassend — rückwärts geht die Auflockerung, mit einer einzigen Unterbrechung zwischen Trigeminus- und Facialisplatte und in allmählichem Fortschreiten bis zum Schwanz weiter — wie ich das schon in der 22. Studie zur Genüge beschrieben habe. Wenn aber nun der Anfang der Ganglienbildung Platz greift, so hat das noch nicht ganz geschlossene Neuralrohr schon begonnen, sich an dem vorderen Ende leicht zu biegen, und wenn diese Biegung auch anfänglich erst in einem Winkel von 15—20° erscheint (während sie bekanntlich bei Vollendung der Hirnbeuge 180° und mehr beträgt, da in der Sattelgegend die umgebogene Partie, welche im Infundibulum endet, sich rücklaufend parallel und sogar eingebogen gegen den Boden des Mittel- und Hinterhirns stellt), so hat dieselbe doch schon zur Folge, dass das Vorderhirn mit seinen beiderseitigen Augenblasen-Ausstülpungen ventralwärts unter die Längslinie hinabreicht, welche das Darmrohr, nach vorn verlängert gedacht, bilden würde. Eine Knickung des ventralen vorderen Ectoderms, also der äußeren Körperwand, ist freilich dann noch nicht erfolgt, so dass nur von einer Hirnbeuge, und nicht von einer Kopfbeuge gesprochen werden kann.

Auf diese topographischen Feststellungen muss nachdrückliches

Gewicht gelegt werden, und es ist noch besonders ins Auge zu fassen, dass Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn bei ihrem weiteren Wachsthum nicht nur in Länge, Breite und Höhe wachsen, sondern auch eine Art von Umrollung vornehmen, wodurch die ursprünglich seitlich von ihnen gelegenen Partien des Ectoderms und die zwischen Gehirn und Ectoderm sich lagernden Zellmassen der Ganglienleiste in ihrer relativen Lagerung gegen das Gehirn verschoben werden. Es ist weiterhin Gewicht darauf zu legen, dass — wie ich in der 24. Studie nachwies — das Entoderm ursprünglich bis an den ventralen Rand des Neuroporus reicht und erst allmählich von dort sich zurückzieht resp. zurückbildet. Wir werden dadurch zu der auch von andern Forschern getheilten Auffassung geführt, dass das eigentliche vordere Körperende durch den Neuroporus gegeben ist: ventral von ihm endet die Spitze des Entoderms, dorsal von ihm aber beginnt die Bildung der Ganglienleiste und reicht bis an das Schwanzende. Da der Neuroporus vergleichsweise lange offen und auch nach seinem Schlusse noch eine Zeit lang leicht nachweisbar bleibt, gewinnen wir an ihm einen relativ festen Punkt, auf den Verschiebungen und Dislocationen sich beziehen lassen, welche gleich im ersten Beginn der Vorderkopfentwicklung eine große Rolle spielen und vielfach dazu verleitet haben, dorsale und ventrale Gebilde zu verwechseln, ja sogar ursprünglich vor einander gelegene Theile schließlich als hinter einander gelagert anzunehmen. Das wird später klar werden.

Die Darstellung des Thatbestandes beginne ich mit einem Embryo von 2,6 mm Länge XXI 606, welcher, in Querschnitte von 5 μ zerlegt, das Medullarrohr noch auf etwa 80 Schnitte, von dem Vorderende an gerechnet, offen zeigt. Die Schnitte sind am Kopfabschnitt zum Theil keilförmig geführt, aber die Richtung derselben ist nur einmal leicht verschoben worden, so dass man keinen großen Fehler macht, wenn man diese Verschiebung nicht berücksichtigt. Die Wucherung der Ganglienleiste beginnt auf dem 60. Schnitt, während der Anfang des Entoderms und der Prämandibularzellmasse schon auf dem 40. zu unterscheiden ist. Hieraus geht hervor, dass die Ganglienleiste anfänglich in derselben Querebene zu finden ist, in welcher von Hause aus die vordersten Theile des Entoderms und des Mesoderms, d. h. der PLATT'schen Kopfhöhle gebildet werden, dass aber vor diesen Abschnitten das dem Vorderhirn entsprechende Stück des Medullarrohres mit den Augenausstülpungen sich findet,

beide also in der ursprünglichen embryonalen Anlage den vordersten Theil des Körpers bilden.

Vergleicht man mit diesen Angaben das Bild des nur um wenig älteren Embryos XXI 557 auf Horizontalschnitten, auf denen der Anfang der Ganglienleistenbildung im Vorderkopf um so leichter erkennbar ist, als das bereits vorn umgebogene Medullarrohr im Querschnitt getroffen wird, so findet man auch hier wiederum den Anfang der Ganglienleiste auf der Querebene der Prämandibular-Zellmasse und kann sehr wohl feststellen, dass, bliebe die gegenseitige Lagerung wie sie ist, die Zellen der Ganglienleiste eine Verbindung des Medullarrohres dicht hinter dem Neuroporus mit der Prämandibularzellmasse resp. den Zellen der PLATTschen Kopfhöhle herstellen müssten, wenn dieselbe überhaupt bei *Torpedo* gebildet würde — was bekanntlich nicht der Fall ist (vgl. 24. Studie pag. 185—187). Der Embryo zeigt freilich das Medullarrohr bis auf den eigentlichen Neuroporus bereits geschlossen, während der vorige, in Querschnitte zerlegte noch eine viel weiter offene Spalte aufwies: es ist aber desshalb auch interessant, zu constatiren, dass die Wucherung der Ganglienleiste ungefähr 15 Schnitte vor Beginn des Neuroporus aufhört oder, wenn man will, dort anfängt. Eine ähnlich lange, von Wucherung der Ganglienleistenzellen freie Strecke trifft man auch bei den andern Embryonen.

Im Sagittalschnitt ergibt dies Stadium folgende Bilder (XXXIII 79). Ein Schnitt durch die Mittelebene zeigt das Medullarrohr noch offen bis auf den Anfang des eigentlichen Rumpfes — dieser Embryo ist also noch etwas jünger als der oben erwähnte, in Querschnitte zerlegte Embryo XXI 606. Die Bodenplatte des Medullarrohres ist durchschnitten; an der Spitze des Kopftheiles geht sie in stark abgerundeter, etwas aufgerichteter Weise in das ventrale Ectoderm über, ohne dabei, wie schon in der 24. Studie berichtet ward, der Prämandibularzellmasse zu erlauben, bis an die Spitze zwischen Medullarplatte und Ectoderm vorzudringen, wie es z. B. bei *Acanthias* und anderen Squaliden der Fall ist: bei *Torpedo* liegen Medullarbodenplatte und ventrales Ectoderm eine Strecke weit unmittelbar aneinander. Betrachtet man diesen Embryo von dem Gesichtspunkt der Hirn- und Kopfbeuge aus, so hat man eine leichte Knickung der Bodenplatte des Medullarrohres bereits so weit nach hinten zu bemerken, wie etwa ein Drittel der ganzen Entfernung vom Dotterstiel bis zur Kopfspitze ausmacht. Die Knickung beträgt etwa 15°. Eine weitere aber stumpfere Beugung liegt etwas weiter nach vorn,

etwa gleich hoch mit dem vorderen Ende des Darmlumens. Sollte ich versuchen, diese beiden Biegungsstellen topographisch nach der späteren Gestalt des Selachier-Embryogehirns zu bezeichnen, so würde ich die erstere als am Ende des Hinterhirns, die zweite als unter dem Mittelhirn, wo es vom Hinterhirn sich abgrenzt, gelegen glauben. Von der zweiten aus fällt dann die Bodenplatte bis an das Vorderende ab und bildet daselbst die Grundfläche des Vorderhirns mit seinen seitlichen Augenausstülpungen und darüber hinaus als vordersten, blinden Hohlraum das spätere Infundibulum, welches mithin von Anfang an dem vordersten Abschnitt des zum Rohr geschlossenen Centralnervensystems angehört.

Der etwas ältere Embryo XXXIII 80, der aber auch noch einen Theil des späteren Zwischen- und das ganze Vorderhirn ungeschlossen zeigt, lässt erkennen, dass noch eine weitere Knickung der Bodenplatte erfolgt: auf der Grenze von Zwischen- und Mittelhirn (vgl. Taf. 11 Fig. 1). Leider verbiegt sich bei der Conservirung so junger Embryonen fast immer der Kopftheil des Körpers, so dass es sehr selten gelingt, reine Sagittalschnitte zu erhalten; es ist desshalb schwierig, die Lage des Neuroporus genau festzustellen und seine Beziehungen zu den übrigen in der Anlage befindlichen Organsystemen zu beobachten. Diese Schwierigkeit wird noch dadurch erhöht, dass gleichzeitig mit den Lageveränderungen auch eine Volumzunahme aller dieser Organsysteme, besonders aber auch des Centralnervensystems, selber stattfindet, und dass hierdurch wesentliche Wachsthumsungleichheiten herbeigeführt werden, die es nicht erlauben, alle Veränderungen nur auf eine allmählich zunehmende Umrollung des Vorderkopfes zu schieben. So nehmen besonders die Seitentheile des Vorderhirns, die späteren Augenblasen stark zu und fangen an, sich von den seitlichen Wandungen des Vorderhirns selbst zu differenziren und damit auch selbständige Lagenveränderungen vorzunehmen. Indem sie sich stärker vorwölben, drängen sie auch das sie seitlich bedeckende Ectoderm nach außen und bewirken so, dass über und unter ihnen ein Hohlraum zwischen Ectoderm und Vorderhirnwand entsteht, in den, wie wir später sehen werden, Zellmassen der Ganglienleiste des Zwischenhirns einwandern, sobald dieselben so weit zugenommen haben, dass sie über die Seiten des Zwischenhirns (vgl. Taf. 11 Fig. 3 und 4) nach abwärts gleiten müssen. Hiermit wird ein wichtiger Vorgang eingeleitet, von dem wir weiter unten ausführlich zu sprechen haben werden.

Während nun allmählich bei Embryonen von 2,5—3 mm Länge das Medullarrohr bis auf den eigentlichen Neuroporus sich völlig schließt, und gleichzeitig Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn in allmählicher Rundung, aber mit den oben bezeichneten Einknickungen sich mehr und mehr gegen die Längsachse bis auf einen Winkel von 90° ventralwärts beugen, nimmt die Ganglienleiste nicht nur caudalwärts, sondern vor allem auf den Seiten des Zwischen-, Mittel- und Hinterhirns beträchtlich zu, und wir erreichen einen Zustand, den uns Embryonen von 3 mm Länge verdeutlichen könnten. Da es mir aber an einem Stadium bei *T. marmorata* gebricht, welches diesen Übergang thatsächlich darstellt, so schiebe ich ein entsprechendes Stadium von *T. ocellata* hier ein und verweise auf Taf. 11 Fig. 2, wo dasselbe abgebildet ist. Man sieht an Embryo XXXIX 610 von 2,3 mm eine zusammenhängende Platte von Ganglienleistenzellen, welche ihren Anfang nicht weit vom Neuroporus nimmt und caudalwärts zunächst bis an das Rautenhirn geht, genauer gesagt, bis an den Hinterrand desjenigen Neuromers, welches als erstes Trigeminus-Neuromer vor demjenigen Neuromer liegt, dem von Anfang an kein Abschnitt der Ganglienleiste entspricht, in das aber die Wurzelfasern des G. Gasseri zuerst eindringen (Taf. 11 Fig. 2). Schon auf diesem Stadium bemerkt man eine beträchtliche Ungleichheit des Wachsthums in den einzelnen Theilen der Platte. Am stärksten geht die Entwicklung dicht vor dem Trigeminus-Neuromer 1 vor sich; letzteres wird zwar auch seitlich in seiner ganzen Ausdehnung von einer Schicht ventralwärts wachsender Ganglienleistenzellen überzogen, aber diese Schicht ist viel weniger dick, als die unmittelbar davor liegende. Dies scheint zusammenzuhängen mit den räumlichen Zuständen der Seitentheile des Kopfes: das Trigeminus-Neuromer 1 wölbt sich gegen das Ectodermt stärker, als die vor ihm liegenden Neuromeren des Hinterhirns, so dass der Zwischenraum zwischen dem sich wölbenden Neuromer und dem Ectoderm ein geringerer ist, als weiter nach vorn, wodurch die im Gange befindliche Kopfbeuge zunächst den Innenraum vergrößert und für die stark wuchernden Ganglienleistenzellen Platz gewonnen wird. Dabei darf man aber nicht außer Acht lassen, dass am Ectoderm Umgestaltungen eintreten, auf die sehr bald eingegangen werden soll, da sie durch nach innen gerichtete Einsenkungen nun auch ihrerseits wiederum den Raum beschränken, welchen sie zuerst für die reichlichere Entfaltung der Ganglienleistenzellen gewährten.

Am geringsten ist die Stärke der Ganglienleistenplatte grade

über dem höchsten Punkt des Mittelhirns (vgl. Taf. 11 Fig. 37), dagegen nimmt sie wieder zu, und zwar recht beträchtlich, zwischen Zwischen- und Vorderhirn.

Sehr auffällig ist das Verhältnis der Ganglienleiste hinter dem Trigeminus-Neuromer. Auf dasselbe folgt jenes Neuromer, das an der Production der Ganglienleiste keinen Theil nimmt, und dessen Seitentheile auch nicht von den benachbarten Partien der Ganglienleiste bedeckt werden, in welches aber bei der späteren Entwicklung die Wurzelfasern des G. Gasseri eindringen, oder an dem, wie bei *Raja* (was schon oben erwähnt ward) das G. Gasseri mit ganzer Breite sich inserirt. Hinter demselben beginnt die Facialis-Acusticus-Platte; dieselbe geht ohne Unterbrechung in die Glossopharyngeus-Vagus-Platte über, wenn schon das Stück der Ganglienleiste zwischen Medullarrohr und Ohrblase nur dorsal sich entwickelt, und seine proliferirenden Zellen auf beiden Seiten der Ohrblase, also frontalwärts in die Facialis-Masse, caudalwärts in die Glossopharyngeus-Platte abgeschoben werden. Wir sehen somit, dass beträchtliche Verschiedenheiten in der Production von Ganglienleistenzellen an den verschiedenen Abschnitten des Hirnrohres bestehen, und werden uns später der Aufgabe nicht entziehen können, diese Verschiedenheit so weit als möglich zu erklären, wobei denn auch frühere Auffassungen, wie die RABL's, und neuere, wie die FRORIEP's, zu berücksichtigen sein werden.

Nach der Darstellung dieses Stadiums der Ganglienleisten-Entwicklung von *T. ocellata* wende ich mich nun wieder zurück zu Embryonen von *T. marmorata*.

Ein Embryo von 3 mm Länge zeigt das Folgende. Der Neuroporus ist zwar noch offen, aber bereits im Begriff, sich zu schließen, indem er sich auf trichterförmige Gestalt reducirt: er findet sich an der ventralwärts gebogenen Partie des Vorderhirns, wie die beiden Abbildungen Taf. 11 Fig. 3 u. 4 zeigen. Man erkennt auch, wie stark die Bodenplatte zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn geknickt ist, und wie der Boden des Vorderhirns anfängt, das Infundibulum zu bilden. Die Achse des Vorderhirns erscheint bereits um fast 20° gegen die des Rückenmarks gebeugt, wenn man die Öffnung des Neuroporus als den ursprünglichen Endpunkt dieser Achse ansieht. Bei Embryonen dieser Größe ist zwar noch kein Kiemensack durchgebrochen, aber Spritzloch- und Hyoidsack sind bereits seitlich weit vorgewölbt, und der auf letzteren folgende Kiemensack in der Ausstülpung begriffen. Entsprechend sind die Mesodermpartien vorgeschritten, die

Mandibularhöhle mit ihren verschiedenen Ausbuchtungen und Halbcanälen und dem ventralen Schlauche macht sich geltend, während die Zellmasse der Prämandibularhöhle noch ohne Lumen nur als dreieckige Masse zwischen dem bereits als Anfang der Kopfbeuge eingebogenen Ectoderm, der Bodenplatte des Vorderhirns und dem Vorderrande der Mandibularhöhle auf den Schnitten besteht; ihr vorderster Theil hat sich bereits beträchtlich zurückgezogen. Anfänge zur Bildung des Sinus cephalicus sind im Gange, und der Raum zwischen diesen Gefäßen und dem Boden des Mittel- und Zwischenhirns, also die sog. Sattelgegend, füllt sich mit mesodermatischem Mesenchym, aus dem später die Schädelbasis sich formt.

Bei einem Embryo dieser Art zeigt sich nun die Ganglienleiste in folgendem Entwicklungsstadium. Ihre Insertions- oder, richtiger gesagt, Ursprungsbasis zeigt sich vom Beginn des Zwischenhirns bis an den Rumpf, nur unterbrochen zwischen Trigeminus- und Facialis-Platte: ob sie mit einigen wenigen Zellen sogar über das Zwischenhirn in der Richtung des Neuroporus noch hinausgreift, lässt sich gelegentlich durch einige Schnitte wahrscheinlich machen, aber die Mehrzahl der Embryonen zeigt davon nichts. Jedenfalls ist die Schicht dieser Zellen auf dem Zwischenhirn, dem Neuroporus zu gewendet, eine sehr dünne, nach dem Hinterhirn zu aber verstärkt sie sich und erscheint als doppelt und dreifach. Von der Mittellinie an nimmt aber die Dicke der Ganglienleiste lateralwärts beträchtlich zu und steigert sich zu einer dichten, mehrschichtigen Platte, welche ventralwärts hinab wachsend, zunächst bis an die Somite des Mesoderms, also namentlich bis an die ganze Strecke der Mandibularhöhle geht, dort sich staut und verdickt, dann aber in späteren Stadien zwischen Mesoderm und Ectoderm in verschiedener Gestaltung ventralwärts weiter zieht — wie schon in Einzelheiten in der 22. Studie näher dargelegt ward.

Es ist nun wichtig, die Modificationen zu verfolgen, welche diesem Hinabwachsen der Ganglienleiste von der Mittellinie des Gehirns bis auf die ventrale Körperseite zu Theil werden. Von Hause aus möchte man wohl annehmen, dass die Ganglienleiste wie eine Art von locker zusammenhängender Platte sich ununterbrochen vom Zwischenhirn incl. bis zum Nachhirn erstreckte und als solche zwischen Medullarwülsten und Ectoderm ventralwärts weiter wuchs, Ob das je der Fall gewesen in früheren phylogenetischen Perioden, möge einstweilen unerörtert bleiben: Thatsache ist, dass jedenfalls bei den Selachier-Embryonen diese Gleichmäßigkeit abhanden ge-

kommen ist, und dass Unterschiede der Dicke nicht nur, sondern sogar Unterbrechungen ihres Zusammenhanges auftreten, welche zur Bildung gesonderter Abschnitte führen.

Prüft man die Bilder, welche seitlich gelegene Sagittalschnitte bieten, so erkennt man an den scharfen seitlichen Begrenzungslinien dieser dichteren Abschnitte der Ganglienleiste, dass sie in etwelchen Beziehungen zu den sich stärker nach außen vorwölbenden Seitentheilen der einzelnen Hirnabschnitte stehen. So steht die vordere Grenze des vordersten Theils der Ganglienleiste, welche zwischen Vorder- und Zwischenhirn abwärts wächst, mit der sich immer stärker wölbenden und zu einer Halbkugel gestaltenden Augenblase in Relation, was, wie wir schon oben sahen, zur Bildung eines auf dem Querschnitte dreieckigen Raumes führt, der vorn von der Augenblase, hinten vom Zwischenhirn und außen vom Ectoderm begrenzt wird. In diesen Raum drängt sich das Wachsthum der Ganglienleiste des Zwischenhirns hauptsächlich zusammen, und je entschiedener die Wölbung der Augenblase wird, um so schärfer wird wenigstens auf den durch Conservirung fixirten Embryonalstadien der entsprechend concave Vorderrand dieses Theils der Ganglienleiste. Da nun aber gleichzeitig die Krümmung der Medullarachse immer weiter fortschreitet, so dass das ganze Vorderhirn eine immer mehr ventralwärts gerichtete Lage erhält, und die Umrollung um die zwischen den Augenblasen bestehende Querachse ebenfalls fortschreitet, so geräth der vorderste Wurzelbezirk der Zwischenhirn-Ganglienleiste zunächst über, später aber sogar vor das Auge; eine sehr wichtige topographische Verschiebung, deren volle Bedeutung aber erst später in ihren einzelnen Stadien genauer dargestellt werden wird. Caudalwärts aber wird dieser vorderste Abschnitt der Ganglienleiste, den man füglich die Ganglienleistenplatte des Zwischenhirns nennen kann, durch die Vorwölbung des Mittelhirns begrenzt und eingeengt (vgl. Taf. 11 Fig. 3—7.)

Ähnlich wird die Hinterhirn- oder Trigeminusplatte, deren Ursprungsbezirk indess nach vorn bis an die hinteren Abschnitte des Mittelhirns sich erstreckt, durch die seitliche Vorwölbung des Nachhirns begrenzt, von dessen vorderem Bezirk aber gleichfalls Zellmassen in sie hinein gerathen. Diese Hinterhirnplatte gibt später dem Trigeminus den Ursprung; ihre Schicksale compliciren sich durch die gelegentliche Verbindung mit den Placoden des G. mesocephalicum, ja auch, wie wir genau erfahren werden, mit der Bildung des Trochlearis, des Ophthalmicus minor und des Ophthalmicus profundus.

Die Differenzirung der gesammten Ganglienleistenzellmasse des Vorderkopfes in einzelne Abschnitte wird anscheinend im Wesentlichen durch die seitliche Vorwölbung der verschiedenen Hirnabschnitte bewirkt, welche die locker aneinander liegenden Mesectodermzellen auseinander schieben und zu den einzelnen, mehr oder weniger zusammengehörenden Platten ordnen. Es gibt aber, wie es scheint, noch einen zweiten Factor, der auf die Gestaltung dieser Platten und ihrer Derivate von beträchtlichem Einfluss ist: dieser Factor ist die frühzeitige Anlage einer Anzahl von Einsenkungen und Verdickungen des seitlichen Ectoderms, welche ebensowohl an der prootischen wie an der metotischen Region Platz greift — ja für welche ein regionaler, etwa auf die Lage der Ohrblase gegründeter Unterschied um so weniger besteht, als die Ohrblase selbst der accentuirteste Ausdruck eines Gesammtvorganges ist, welcher bis an das Vorderhirn sich ausdehnt und vielleicht caudalwärts in die spätere Bildung der N. lateralis ausläuft.

Dieser Vorgang ist bei der ersten Entdeckung der Placoden-Bildung der Kopfganglien von Beard als Bildung der segmentalen Sinnesorgane erwähnt und von Froriep als Bildung der Kiemen-Sinnesorgane benannt worden; Beard hat weitreichende, im Wesentlichen vielleicht richtige Folgerungen für die Urgeschichte des Kopfes daraus gezogen — aber es gelang nicht, den Beweis so zu führen, dass die traditionellen Auffassungen dadurch erschüttert worden wären. Es ist desshalb wichtig, die Angaben über die thatsächlichen Vorgänge so zu gestalten, dass ihre Tragweite richtiger eingeschätzt werden kann.

Die ersten, wahrnehmbaren Anfänge dieser auf die Bildung der Schleimcanäle ausgehenden Differenzirung des Ectoderms von *T. marmorata* bemerkt man an Embryonen von 2—3 mm Länge (vgl. Taf. 11 Fig. 15). Ich schildere nachfolgend, was ich von dem Embryo XXI 565 ablese. Bei ihm sind die beiden vordersten Kiemensäcke noch nicht zum Contact des Ectoderms vorgedrungen; die Ganglienleiste des Vorderkopfes ist in ihrer abwärts gerichteten Wucherung (Taf. 11 Fig. 3) erst bis an den dorsalen Rand der Mandibularhöhle resp. der dahinter folgenden III. und IV.—VI. Kopfhöhle gelangt — das vom Zwischenhirn hinter der beginnenden Augenblase herabdrückende Stück derselben ist noch nicht bis auf die Mitte der Augenblase vorgedrungen; caudalwärts ist die Ganglienleiste noch nicht auf der Höhe der Occipital-Somite in ihrem Beginn angekommen. Auf diesem so gekennzeichneten Stadium sieht man die Ohrblase über dem Hyoid-

sack als große, flache kreisförmige Einsenkung des Ectoderms, von der Höhe des Rückens bis auf die Linie der Somitengrenze hinabreichend (vergleicht man damit ein ähnliches Stadium auf dem Querschnitt, so gewahrt man, dass zwar in Wirklichkeit eine Einsenkung auf der äußeren Oberfläche des Ectoderms stattfindet, aber dass ihr wesentlicher Charakter in einer Umlagerung der Kerne der Zellen und Verlängerung ihrer Achse, sowie in einer nach innen gerichteten allmählichen Zunahme der Schichten der so veränderten Zellen besteht). Die Kerne aller Zellen rücken ausnahmslos nach innen, während ihre langen kernfreien Partien nach außen, und zwar, je weiter die Einsenkung fortschreitet, um so mehr convergirend gegen den ideellen Mittelpunkt eben der Einsenkung gerichtet erscheinen. Ebenso sind auch die dorsalsten Zellen der ganzen Ohrblasen-Einsenkung mit ihren Kernen fast senkrecht nach oben, mit ihren plasmatischen Spitzen dagegen nach unten gerichtet — nur diejenigen Kerne bleiben in der sonst kernfreien äußeren Zone der Gesammt-Einsenkung liegen oder dringen in dieselbe vor, welche zur Theilung schreiten, und das sind immer eine beträchtliche Zahl — so dass schon an der Häufung der Mitosen die Lage der Ohr-Einstülpung frühzeitig bestimmt werden kann. Ist so die größte und deutlichste Einsenkung des Ectoderms, eben die der Ohrblase, auch am frühesten wahrnehmbar, so lassen sich doch gleichzeitig einige andere, freilich viel weniger fest umschriebene und durch ihre eingreifenden Zellmetamorphosen ausgezeichnete Einsenkungsbezirke wahrnehmen. Einer derselben findet sich dicht vor der Ohr-Einstülpung (Taf. 11 Fig. 16): seine unregelmäßige Gestalt ist aber um so schwieriger zu beschreiben, als wahrscheinlich mehrere, ursprünglich getrennte Einsenkungen sich zu seiner Herstellung zusammengethan haben. Nach hinten wird dieser Bezirk begrenzt durch die vordere Umwallung der Ohr-Einsenkung; nach unten, also ventralwärts, läuft er in die Furche aus, welche zwischen Hyoid- und Spritzlochsack das Ectoderm vom Rücken zur Bauchfläche durchzieht; nach vorn gesellt sich eine flache, aber ganz abgerundete, über dem Spritzlochsack gelegene Partial-Einsenkung zu dem Gesammtbezirk, welchen ich, der späteren Beschreibung vorgreifend, den F a c i a l i s - B e z i r k nennen will; und nach vorn und oben, also dorsalwärts gerichtet, findet sich eine zweite, noch tiefere Partial-Einsenkung; der gesammte Bezirk aber zeigt, ähnlich wie bei der Ohr-Einstülpung, seine Öffnung schräg dorso-lateralwärts gerichtet (vgl. Taf. 11 Fig. 15—17, die dunkler schattirten Partien).

Ein anderer Bezirk findet sich an der hinter der Augenblase gelegenen Ectodermwandung und geht von der vorderen, oberen Grenze der Mandibularhöhle in zwei Schenkeln dorsalwärts: der hintere Schenkel wird begrenzt von der Vorderseite der Trigeminus-Platte der Ganglienleiste, der vordere aber trifft auf den zwischen Vorder- und Zwischenhirn gelegenen Raum, in welchem die vorderste Wucherung der Ganglienleiste ventralwärts vor sich geht; zwischen beiden wölbt sich das Zwischenhirn nach außen vor.

Diesen Einsenkungen begegnet man auf beiden Seiten des Körpers bei allen Embryonen dieser Größe, so dass man den anfänglichen Eindruck, es handle sich um beliebige, durch die Conservirung des Embryos verursachte Schrumpfungen des Ectoderms, bald genug los wird und sich vor die Aufgabe gestellt sieht, die Constanz dieser ungleichen Modellirung des Vorderkopfes aus structurellen Gründen zu begreifen. Dabei gewähren die Erscheinungen der postotischen Region einen Stützpunkt, denn auch hinter der Ohrblase finden ähnliche Einsenkungen des Ectoderms statt. deren Bedeutung durch ihre weitere Entwicklung klargelegt wird. Von dem Hyoidsack geht nicht nur nach vorn eine Einsenkung aus, sondern auch nach hinten, und ähnliche Einsenkungen hängen mit den folgenden Kiemensäcken zusammen, bilden also ebensowenig bloß zufällige Schrumpfungen des Ectoderms. Verfolgt man nun aber die Entwicklung der hinter der Ohrblase gelegenen beiden Einsenkungen, so erkennt man, dass sie sich zu Theilstücken des Seiten-Canalsystems ausgestalten und mit den zugehörigen Rami dorsales in Zusammenhang treten; die dicht hinter der Ohrblase gelegene wird zum Canalis temporalis, dessen Nerv als Ramus dorsalis zum Glossopharyngeus gehört; der oder die folgenden aber entwickeln sich zu den schräg gelagerten vorderen Zweigen des N. lateralis selber, welche als System der Rami dorsales zum Vagus gezählt werden.

Mit diesen Angaben streife ich ein Gebiet, welches zum ersten Male in einigem Zusammenhang von Miss Platt dargestellt ward in ihrem Aufsatz »Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in *Necturus*« (Arch. Mikr. Anat. Bd. 43 1894 pag. 911—966). Miss Platt bemüht sich, die Ausbreitung der Ectoderm-Leisten resp. verdickten Streifen des gesammten Kopfes und vorderen Theiles des Rumpfes in ein mehr oder weniger regelmäßiges Schema, ich möchte sagen, einzufangen und mit den gleichfalls etwas schematisch gearteten Angaben Kupffer's über das Ectoderm von *Ammocoetes*-Embryonen

auszugleichen. Wie weit die thatsächlichen Befunde an *Necturus* diesem Schema sich unterordnen, vermag ich, der ich dieses Material nie unter Hand und Auge gehabt habe, nicht zu sagen; von *Ammocoetes* und von Selachiern habe ich aber hinreichend genaue Anschauung, um zu ermessen, dass die Schwierigkeiten der Aufgabe wohl größere sind, als Miss PLATT gelöst zu haben glauben darf; es sind noch hinreichend viel Zweifel und Unklarheiten übrig geblieben, deren Tragweite für ein Verstehen der gesammten Complication der peripherischen Nerven und des sog. Schleimcanalsystems nicht unterschätzt werden darf. Die Schwierigkeiten liegen wie bei den meisten anderen Fragen, welche die primitive Constitution des Kopfes betreffen, wesentlich in dem Umstande, dass es sich bei der Deutung der thatsächlichen Vorgänge, die am Embryo auftreten, schon um Concentrationen lokaler Art, um unvollkommene Scheidungen und unvollkommene Durchführung in der Anlage begonnener Processe handelt, die möglichst genau berechnet werden müssen, ehe es gelingen kann, auch die Erscheinungen am Ectoderm mit den Ergebnissen der aus sonstigen Indicien gewonnenen morphologischen Analyse in Einklang zu setzen. Dass dabei der Vorderkopf wieder die bei Weitem größeren Schwierigkeiten bildet, ist selbstverständlich; ist doch die Summe der Verlagerungen, Concentrationen und Veränderungen jeglicher Art an ihm geradezu schrankenlos gewesen, was uns besonders die genauere Analyse der Ganglienleiste und zugehörigen Ectoderm-Abschnitte bei *Torpedo* jetzt erweisen wird. Ob es überhaupt noch gelingen kann, aus diesem Labyrinth einen phylogenetisch zuverlässigen und die verschiedenen morphologischen Fragen gleichmäßig lösenden Weg zu finden, bleibt von vornherein zweifelhaft, aber nicht durchaus unmöglich, und wenn man auch nur einige Bruchstücke der ursprünglichen Verhältnisse und Beziehungen wieder herstellen könnte, so würde das schon ein wesentlicher Fortschritt sein gegenüber der heute noch fast überall geltenden, sehr unbestimmten Lehre von den »Rami dorsales«.

Außer den oben genannten Autoren haben sich noch MITROPHANOW (Étude embryog. sur les Sélaciens. in: Arch. Z. Expér. (3) Tome 1 1893) und kürzlich KLINKHARDT mit den hier erörterten Erscheinungen beschäftigt (Beiträge z. Entw.-Gesch. d. Kopfganglien der Sinneslinien der Selachier. in: Jena. Zeit. Naturw. 40. Bd. 1905 pag. 428 ff.). KLINKHARDT nennt die Einsenkungen Sinnesfelder und unterscheidet das Ciliarfeld, das Supraorbitalfeld, das Infraorbitalfeld und das Kiemenfeld, deren Anlage und allmähliche

Ausbildung beschrieben werden. Wie weit aber in diesen einzelnen Feldern Zusammenziehungen stattgefunden haben, ist bisher nicht erörtert worden, und doch gibt gerade das Ciliarfeld Anlass dazu, da es unzweifelhaft als selbständige Bildung beginnt, dann aber als solche wieder verfällt. Da indess durch Dr. Gast hierüber Näheres in seiner Arbeit über den Oculomotorius beigebracht werden wird, enthalte ich mich des weiteren Eingehens auf diese Frage.

An dieser Stelle aber kam es mir nur darauf an, die Aufmerksamkeit auf die früh im Embryo sich zeigenden Einsenkungen zu lenken, welche den Anfang dieses ganzen Systems der Schleimcanäle etc. bilden und als solche von bedeutendem Einflusse auf die Differenzirung der Ganglienleiste und ihrer Producte sind. Ich fahre nun in der Darstellung der weiteren Schicksale der Ganglienleiste des Vorderkopfes von *T. marmorata* fort.

In dem vorliegenden Embryo (Taf. 11 Fig. 3) ist aber von all den auf S. 180 erwähnten nervösen Elementen als besonderen Bildungen noch keine Rede, nur die Trennung der Gesammtanlage in die getrennten Platten leitet sich ein. Die Trennung ist wohl eine passive, weil ihre Ursachen, wie es scheint, nicht in ihr selbst, sondern in der seitlichen Vorwölbung der Augenblasen und der einzelnen Hirnabschnitte zu finden sind. Unterbliebe diese Vorwölbung, so würde vielleicht die Ganglienleiste als ein ziemlich gleichmäßig dicker Vorhang zwischen Medullarrohr und Mesoderm einerseits und Ectodermwandung andererseits ventralwärts wachsen und fast wie ein secundäres Ectoderm erscheinen, das man mit Miss Platt Mesectoderm nennen könnte, oder mit Brauer secundäres Ectoderm.

Betrachtet man nun an Sagittalschnitten Schnitt für Schnitt die Erscheinungen, welche dieses »Mesectoderm« bietet, so ergibt sich das Folgende, das ich vom Embryo XXI 555 ablese. Die äußersten Schnitte zeigen die distalen Theile des Vorderhirns mit der Augenblase und des Mandibularbogens, von dem indessen nur das Ectoderm angeschnitten ist. Der nächste Schnitt lässt schon dicht unter dem Ectoderm des Mandibularbogens an der Stelle seiner äußersten Vorwölbung, die auf dem vorigen Schnitt nur quer durchschnittene Ectodermzellen aufwies, große, unregelmäßig gestaltete, mit einander netzförmig verbundene, dunkel gefärbte Zellen erkennen, deren reichliches Plasma fast ebenso dunkel gefärbt erscheint, wie die in ihm lagernden Kerne. Zwischen den Maschen dieses Netzes sieht man ganz feine Ausläufer von quer durchschnittenen Zellen, deren

Körper aber noch nicht zu sehen ist. Auf dem folgenden Schnitt ist das Areal dieses dunkel gefärbten, großen Netzwerkes von Zellen beträchtlich größer geworden, die in den Maschen befindlichen, durchschnittenen Ausläufer von Zellen finden sich zahlreicher, Mitosen innerhalb des Netzes sind mehrfach zu erkennen, so dass man also eine Zunahme der netzbildenden Zellen schon an diesen Stellen constatiren kann. Auf dem nächsten Schnitt tritt ein wesentlich neues Bild auf. Das Netz — das natürlich aus den Ganglienleisten- oder Mesectodermzellen gebildet wird — macht in der Mitte des Schnittes der äußeren Wandung der Mandibularhöhle Platz, von deren Zellen auch die Ausläufer ausgehen, welche auf den vorhergehenden Schnitten in den Maschen des Mesectodermzellnetzes durchschnitten wurden. Die größere Zahl der Mesectodermzellen sammelt sich aber an der caudalen Seite der Mandibularhöhlenwand an, während schon der nächste Schnitt zeigt, dass die wenigeren Zellen, welche sich an ihrer Vorderseite lagern, von einem über der Wandung liegenden Haufen sich abzweigen, der auf den folgenden Schnitten sich findet und beinahe bis an die Mesectodermzellmasse heranreicht, welche von dem Zwischenhirn aus in dem schon mehrfach erwähnten, hinter der Augenblase gelegenen dreieckigen Hohlraum abwärts verläuft, bei diesem Embryo aber noch nicht über die Mitte der Augenblase vorgedrungen ist. Je weiter die Schnitte sich der Medianebene nähern, um so breiter werden die beiden Ganglienleistenplatten, bis sie über den Hirnabschnitten zusammenstoßen und dort als dünne Schicht mit der Mittelnaht des Medullarrohrs verschmelzen. Es ist nicht unwichtig, festzustellen, dass diese beiden Platten sich von Hause aus gesondert ventralwärts erstrecken, und dass die hintere, also die Trigeminus-mesocephalicum-Platte, erst secundär mit der Zwischenhirnplatte hinter der Augenblase zusammenfließt, wie wir gleich sehen werden.

Verfolgen wir diese Elemente des Vorderkopf-Mesectoderms resp. der Ganglienleiste in ihrer weiteren Vertheilung und Entwicklung, so gelangen wir bald zu einem Stadium, in welchem zwar noch seitlich der Zusammenhang des ganzen Gebildes als netzförmige Platte zu erkennen ist, auf dem Rücken aber und besonders auf der Ursprungsstelle der Mittellinie des Medullarrohrs der Zusammenhang auf längerem Raume unterbrochen, ja nur auf verhältnismäßig kleinen Strecken überhaupt erhalten ist. Solche auf dem Rücken des Medullarrohrs befindlichen Theile der Ganglienleiste finden sich über dem Nachhirn, dem Hinterhirn, dem Mittelhirn und

auch über dem Zwischenhirn, aber nirgends ganz regelmäßig. Von ihnen führen Mesectodermzellstränge nach den seitlich gelagerten Hauptplatten, stellen also den letzten Zusammenhang dieser Platten mit ihrer Ursprungslocalität vor — ein Umstand, der wohl im Auge behalten werden muss. Die Reste über dem Hinterhirn sind indess gleichfalls unregelmäßig in ihrer Gestaltung und in ihrer Lagerung, was wohl z. Th. auf die Veränderungen zu schieben ist, die sie in ihrer Entwicklung selber durchmachen. Anfänglich ist die höchste Partie, d. h. die, welche der Medullarrohrnaht am nächsten liegt, noch ziemlich breit, verschmälert sich aber allmählich am Ursprung, um nach den Seiten zu sich zu verbreitern, resp. breiter zu bleiben, bis sie am Anfang des Nachhirns das Stück der Gesammtplatte bildet, aus welchem später das G. Gasseri hervorgeht, welches vor der Hyoidspalte, über dem hinteren Theil der Mandibularhöhle gelegen ist. Dieser Theil der Gesammtplatte überzieht anfänglich auch den seitlichen Theil des hinteren Endes des Hinter- und Rautenhirns, dem es angelagert ist, oder von dessen Mittellinie es hervorquoll; je weiter aber die Entwicklung geht, um so mehr dringt das Ende des Hinterhirns selbst mit halbkugligem Seitentheile gegen die Ganglienleisten-Zellmasse vor und schiebt dieselbe ähnlich, wie schon vorher das Zwischen- und Mittelhirn, auseinander, so dass nur am Beginn und am Ende des hinteren Neuromers des Hinterhirns der Zusammenhang der Platte mit seinem Ursprung durch einige wenige Zellen fest gehalten wird. Auch von dieser Verbindung, die sich geraume Zeit während des Embryonallebens erhält, bleiben später nur Spuren übrig als vordere Wurzelpartien des G. Gasseri, die bei allen Selachiern sich vorfinden.

Der Embryo XXI 568 zeigt uns nun einen wichtigen Process im Beginn seiner Ausbildung, den wir nicht früh genug ins Auge fassen und in seinen Consequenzen richtig zu beurtheilen lernen können: statt eines sich weit ausbreitenden, die sämmtlichen Neuromeren der vorderen Hirnabtheilungen mit der Peripherie der ursprünglich darunterliegenden Körper- oder Kopftheile getrennt verbindenden peripherischen Nervensystems bildet sich vielmehr ein im G. Gasseri concentrirtes Nervensystem aus, in welches die meisten peripherischen Bahnen des Vorderkopfes zusammenlaufen, und durch welche sie mit dem Gehirn in Zusammenhang treten. Suchen wir also die einzelnen Phasen dieses Concentrationsvorganges festzustellen und zu verstehen.

Die erste Differenzirung nach der Loslösung der Ganglienleistenplatte von ihren Quellbezirken am Rücken des Zwischen-, Mittel- und Hinterhirns — mit Ausnahme jener beiden, oben erwähnten Stellen — zeigt sich über den vordersten Partien der Mandibularhöhle in der Umwandlung einiger Ganglienleistenzellen, welche sich näher zusammenschließen und die charakteristische Blässe der späteren »Ganglienzellen« annehmen. Sie bilden den Kern des G. mesocephalicum. Zugleich legt sich diese Partie der Ganglienleistenplatte dicht an das Ectoderm an, welches an dieser Stelle eine jener oben erwähnten Einsenkungen (vgl. Taf. 11 Fig 15—17) erkennen lässt, aus welchen Schleimcanäle hervorgehen. Oberhalb, d. h. dorsalwärts von dem G. mesocephalicum bildet sich die Lücke zwischen Ganglienleistenplatte und Mittel- und Zwischenhirn so stark aus, dass man, wenn man nicht die früheren Wucherungen aus der Naht eben dieser Hirntheile hätte beobachten können, an einen Zusammenhang beider Bildungen um so weniger glauben würde, als durch das Wuchern mesodermatischer Mesenchymzellen aus den dorsalen Bezirken der Mandibularhöhle sich eine immer dichter werdende Gewebsmasse zwischen die Ganglienleistenplatte und die genannten Hirntheile drängt, und die Richtung der die Platte bildenden Zellen mehr und mehr einer der Achse des Mittel- und Zwischenhirns parallel statt senkrecht auf dieselbe gerichtete wird, so dass das G. mesocephalicum in einen Zug von Zellen eingeschaltet erscheint, welcher das Hinterhirn mit dem Vorderhirn verbinden sollte bei Überspringung von Mittel- und Zwischenhirn.

Wollten wir den Thatbestand noch anders ausdrücken, so könnten wir sagen, es scheine, als ob vom Hinterhirn oder vom Anfang des Nachhirns zwei Ströme von Ganglienleistenzellen ausgingen: der eine auf das Vorderhirn und die Augenblase zu gerichtet, der andere über die Außenseite der Mandibularhöhle bis an die Partie des Ectoderms reichend, aus welcher später die Mundspalte hervorgehen soll. An der Wurzel hängen beide Ströme zusammen, und ebenso treffen sie sich noch in dünner Schicht über der Mandibular- und Prämandibularhöhle. Eine solche Beschreibung des Thatbestandes würde sich am meisten mit der Auffassung decken, welche die Vergl. Anatomie festhält, indem sie als das Product des vorderen Stromes das G. mesocephalicum, als das des hinteren das G. Gasseri erkennt und diese beiden als die von Hause aus vordersten, ursprünglichen Ganglien des Vorderkopfes ansieht, von denen die peripherischen

Nerven an die verschiedenen Theile des Vorderkopfes resp. des Gesichts ausgehen oder in die sie zusammentreten.

Indess könnte die Sache auch folgendermaßen liegen. Sowohl vom Zwischenhirn, wie vom Hinterhirn fließen die sich proliferirenden Ganglienleistenzellen direct lateral- und ventralwärts ab, weil dort die bereits oben erwähnten freien Räumlichkeiten zwischen Ectoderm und Medullarrohr bestehen. Dagegen verringert die starke seitliche Vorwölbung des Mittelhirns den Hohlraum zwischen ihm und dem seitlichen Ectoderm, ja derselbe wird durch die oben erwähnten Einsenkungen der auf das spätere G. mesocephalicum gerichteten Schleimcanal-Anlagen noch mehr eingeengt, so dass die am Rücken des Mittelhirns wuchernden Ganglienleistenzellen nicht über die Seiten desselben abfließen können, vielmehr auf Umwegen, vorn und hinten um das sich vorwölbende Mittelhirn herum gleitend, ihr Ziel erreichen; so sieht man denn auch die Zellen von beiden Seiten gegen die Stelle zusammenrücken, an welcher später das G. mesocephalicum sich findet, welches sonach ein Ganglion des Mittelhirns darstellen und wahrscheinlich aus Ganglienleistenzellen bestehen dürfte, die auf den eben angegebenen Umwegen von dem Dache des Mittelhirns ventralwärts gelangen, um dort mit den Zellen der davor und dahinter wuchernden Ganglienleiste eine Masse zu bilden. Es wäre dieser Process durchaus analog demjenigen, der sich bei und über der Ohr-Einstülpung zuträgt, wo die sich stark vermehrenden Ganglienleistenzellen ebensowenig direkt ventralwärts wuchern können, sondern nach vorn in die Masse der Facialisplatte, nach hinten in die der Glossopharyngeus-Vagus-Platte abfließen müssen, um unter der Einsenkung der Ohrblase sich wieder ausbreiten zu können. Dabei wirkt die fortwährend zunehmende Hirn- und Kopfbeuge insofern mit, als sie den Zwischenraum zwischen Ectoderm und Medullarrohr mindert, andrerseits aber durch Zusammendrängen der Ganglienleistenplatten des Mittel- und Hinterhirns die Ausfüllung des Zwischenraumes unterhalb des Mittelhirns, also an der Stelle des später sich hier differenzirenden G. mesocephalicum, erleichtert.

Wie aber der Zusammenhang der Ganglienleistenplatte mit dem Rücken des Mittelhirns sich löst und eine große Menge Mesenchym zwischen Beide geräth, so verringert sich auch im weiteren Fortschreiten der Kopfbeuge der Zusammenhang mit dem vordersten Theil der noch über dem Hinterhirn vorhandenen Urmasse der Ganglienleistenzellen. Indess löst sich dieser Zusammenhang nicht

auf einmal, sondern sehr allmählich; die vom Hinterhirn zum Nachhirn sich erstreckende Zellmasse wird schmäler und zieht sich in die Länge. (Vgl. Taf. 13 Fig. 1 u. 2 und Taf. 11 Fig. 12.) Aber an einigen, meist zwei, mitunter aber auch drei Stellen bleiben größere Klümpchen Ganglienleistenzellen bestehen. Durch weiteres Auswachsen des Hinter- und Mittelhirns und die stärkere Hirnbeuge verschiebt sich aber auch die noch bestehen bleibende Ansatzstelle der Ganglienleistenplatte am Hinterhirn und richtet sich zugleich mit dem letzteren über der späteren Sattelkrümmung nach oben, während gleichzeitig, immer in Folge der zunehmenden Hirn- und Kopfbeuge, das Ganglion mesocephalicum mehr und mehr demjenigen Theil der Ganglienleistenplatte genähert wird, der sich am hintersten Theil des Hinterhirns resp. am Nachhirn inserirt und zum G. Gasseri sich gestaltet. Diesen Zustand stellen die Embryonen XXI 566 von 6 mm und XXXIII 268 von 7 mm dar, durch deren Gegenüberstellung am besten klar wird, welche Processe bei der weiteren Umgestaltung der Ganglienleistenplatte Platz greifen. Während der Erstere (Taf. 11 Fig. 7 x u. y) noch einen breiten Zusammenhang der beiden Wurzelpartien am Hinterhirn mit einander und derjenigen des Hinterhirns mit der Masse der Platte, in welcher das G. mesocephalicum liegt, aufweist, lässt der Letztere bereits eine völlige Trennung der beiden Wurzelpartien des Rautenhirns erkennen (vgl. Taf. 11 Fig. 8 x u. x_1) und zugleich eine solche Verschmälerung des Zusammenhanges zwischen der Wurzelpartie des Rautenhirns und der Gesammtplatte, innerhalb deren das G. mesocephalicum liegt (Fig. 8 y), dass es vielmehr erscheint, als habe von Hause aus nur der Zusammenhang zwischen der Rautenhirn-Wurzelzellmasse und dem G. mesocephalicum bestanden, und als ginge von der langgestreckten Zellmasse, die diesen Zusammenhang bildet, ein kegelförmiger Fortsatz gegen das Rautenhirn aus, der sich in einen dünnen Strang fortsetzt (den die Vergl. Anatomie einen Ramus dorsalis nannte und den ich, im Anschluß an Miss PLATT, primären Trochlearis nennen will) und ein oder zwei aufeinander folgende Zellklümpchen einschließt, dann aber an der Kuppe des Hinterhirns mit einer discreten Anzahl loser Ganglienleistenzellen endet.

Das Essentielle des Unterschiedes dieser beiden durch Taf. 11 Fig. 7 u. 8 repräsentirten Stadien liegt in der Verminderung des Umfanges der Rautenhirn- oder Trigeminusplatte, die in Fig. 7 noch so

beträchtlichen Raum dorso-lateralwärts einnimmt. Statt sich bei weiterer Entwicklung auszudehnen, verkleinert die Platte sich, ja sie verliert ihre Continuität; es bleiben von ihr nur mehr oder weniger zusammenhängende Theilstücke übrig, und es tritt natürlich die Frage auf: ob dieser Zerfall in einzelne Theilstücke ein zufälliges Ereignis sei, oder ob darin ein Ereignis von morphologischer Tragweite erblickt werden dürfe oder müsse. Die Entscheidung dieser Frage ist in gewissem Sinne der Inhalt dieser Studie und zugleich die Beantwortung der Frage nach der morphologisch-phylogenetischen Bedeutung des Trochlearis; und wir werden sehen, dass die Theilstücke, welche aus dem »Zerfall« der zusammenhängenden Trigeminus-Platte resultiren, so unregelmäßig ihr Erscheinen, ihre Größe, ihr Ausbildungsgrad auch sein mag, dennoch eine große Bedeutung für die Lösung des Trochlearis-Problems nicht nur, sondern des ganzen Kopfproblems gewinnen.

Vergleicht man nun noch die Verhältnisse eines 8 mm messenden Embryos XXI 645 (Taf. 11 Fig. 11) mit den oben geschilderten, so erkennt man den Beginn der Faserbildung innerhalb der übrig gebliebenen Elemente der Ganglienleistenplatte. Man wird aber gewahr werden, dass die ersten Spuren dieser Faserbildung innerhalb des G. mesocephalicum auftreten, aber nicht, wie man hätte erwarten sollen, in der Richtung nach dem Mittelhirn zu, sondern ganz im Gegentheil senkrecht zu dieser Richtung und auf die Masse zu gerichtet, welche den Neuromeren des Hinterhirns und Rautenhirns anliegt und die Gesammtheit der Wurzelmasse des G. Gasseri darstellt. Wie aber die centripetalen Fasern des G. mesocephalicum durch das G. Gasseri in das Nachhirn, so nehmen die centrifugalen Fasern ihren Weg zunächst in entgegengesetzter Richtung und treten dort in Zusammenhang mit den Ganglienleistenzellmassen, welche ursprünglich vom Zwischenhirn dicht neben resp. hinter dem Caudalrande der Augenblase ventralwärts wuchsen und um die Anlage der Prämandibularzellmasse sich herumlegten. Aber auch hier hat der ununterbrochen fortschreitende Process der Hirn- und Kopfbeuge die topographischen Verhältnisse stark verändert. Das Vorderhirn und die Augenblasen haben sich immer weiter ventralwärts verschoben, letztere aber haben sich um die zwischen ihnen zu denkende Querachse immer mehr umgerollt, so dass, wie wir schon oben sahen, die vorderste Ursprungsstelle der Ganglienleiste aus ihrer Lage hinter dem Auge in eine solche über und sogar vor dem

Auge gelangt, was zur Folge hat, dass die frontalwärts oder centrifugal auswachsenden Fasern des G. mesocephalicum zwischen diese vordersten Zellen der Ganglienleiste hineinwachsen und die Grundlage bilden für die Anlage der als N. ophthalmicus profundus bekannten Bildung, über deren eigentliche Bedeutung aber hier nicht in nähere Erörterung eingetreten werden soll.

Wenn ich diese Faserrichtung des G. mesocephalicum als etwas Auffallendes hervorhebe, so geschieht es, weil ich die herkömmliche Auffassung des uranfänglichen Zusammenhanges dieses Ganglions mit dem G. Gasseri beanstande. Nach den traditionellen Auffassungen gehören Beide entweder zu einem Metamer oder aber das G. Gasseri zum mandibularen und das G. mesocephalicum zum prämandibularen, beide Metameren als Einheiten gefasst. Wie ich in der 23. und 24. Studie darzulegen bemüht war, theile ich diese Auffassung nicht, sehe vielmehr Polymerie in beiden Metameren. Und dieser Polymerie des Mesoderms entsprechend finde ich auch die Spuren mehrerer Ganglien in der Trigeminusplatte, die zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum befindlich waren — wie diese Studie beweisen soll; daraus aber folgt, dass das Letztere nicht von Hause aus ein Stück des G. Gasseri gewesen sein oder als selbständiges Ganglion der Reihe nach dicht vor ihm gelegen haben kann. Wenn also trotzdem seine ersten Faserbahnen sich so gestalten, als gehöre es durchaus zum G. Gasseri, und als sei der Ophthalmicus profundus nur ein durch das G. mesocephalicum hindurchlaufender peripherer Nerv des G. Gasseri, so dürfte das nur Schein sein und auf späteren Umordnungen sog. »cänogenetischer« Vorgänge beruhen, die als solche hier erörtert werden sollen. Dazu eben sind die folgenden Darlegungen berufen.

Ich lasse nun zunächst eine Übersicht über die thatsächlichen Befunde folgen, die mir mein Material an Embryonen von 7 mm Länge aufwärts gibt.

Embryo XXXIII 262 von 7 mm Länge (Taf. 11 Fig. 8 und 9), sagittal geschnitten, zeigt im Kern des G. mesocephalicum mehrere Schichten in die Länge gezogener Zellen: die Richtung der Kerne deutet zugleich die Richtung der späteren Fasern an, die aber außerhalb des G. mesocephalicum noch nicht zu erkennen sind, weder in der Richtung zum späteren G. Gasseri noch in der zur Augenblase und Nasengrube hin. Wie im G. mesocephalicum, bemerkt man aber auch im Innern des vom Trigeminus-Neuromer des Rautenhirns über

die Mandibularhöhle sich ventralwärts erstreckenden Theiles der Ganglienleistenplatte den Anfang einer Streckung der Zellkerne und des durch Färbung sich hervorhebenden zugehörigen Plasmas. Dies ist der Beginn der Faserbildung des eigentlichen Trigeminus und erfolgt in dem Stück der Platte, das über der hinteren Partie der Mandibularhöhle gelegen ist; die Richtung der sich streckenden Zellen geht proximalwärts zum Ende des Hinterhirns distalwärts in die Gegend des späteren R. mandibularis externus. Der Ansatz zur Faserbildung geht aber auch hier noch nicht über die Mitte dieser Ganglienleistenpartie hinaus und hat weder die Ursprungsstelle am Rautenhirn, noch die Peripherie am Ectoderm erreicht. Die Trigeminusplatte ist von der Stelle ihres Ursprungs über dem gesammten Rücken des Rautenhirns getrennt und nur durch eine Anzahl von Ganglienleistenzellen dem Anfang desselben noch nahe der Rückennaht angelagert.

Die Trigeminusplatte als Ganzes hat sich von der Stelle ihres Ursprunges, der Rückennaht des Medullarrohrs, abgelöst; nur am Anfang des Hinterhirns bleibt ein Klümpchen Ganglienleistenzellen noch in nächster Nähe dieser Rückennaht liegen; der ganze übrige Theil der Platte ist hinabgerückt in das Mesoderm, auf die Seiten des Rautenhirns. Der vordere Theil dieser Platte löst sich von dem größeren, hinteren wiederum ab (Taf. 11 Fig. 8); letzterer liegt als ein kegelförmiger und ziemlich compacter Strang mit seinem abgerundeten hinteren Theil dem zweiten Trigeminus-Neuromer an seiner unteren Seite an; dort entsteht später der Wurzelcomplex des Ganglion Gasseri, in den auch die Commissur einläuft, welche die Trigeminusplatte mit dem G. mesocephalicum verbindet.

Diese Ablösung der Trigeminusplatte vom Rücken des Rautenhirns und ihre Umwandlung in den eben erwähnten kegelförmigen, compacten Strang, dessen vorderster Theil sich noch dazu absondert, ist also keinenfalls so zu deuten, als handele es sich bei seiner Bildung um ein peripherisches Auswachsproduct des Trigeminus-Complexes, das vom G. Gasseri auf die Höhe des vordersten Theiles des Rautenhirns gerichtet sei, sondern um einen integrirenden, von Anfang an bestehenden, allmählich aber reducirten Theil der Ganglienleiste, der seinen ursprünglichen metameren Zusammenhang mit den Neuromeren des Rautenhirns verloren hat, von welchem metamerischen Zusammenhang aber noch Reste auf der breiten Zellmasse gefunden werden, welche wir als Längs-

commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum kennen gelernt haben. Diese ganze Bildung nennen wir mit Miss PLATT den primären Trochlearis und werden im weiteren Verfolg unserer Darstellung sie morphologisch verstehen lernen.

Der Embryo XXXIII 264 von 7 mm Länge (Taf. 13 Fig. 3 und 4) zeigt zunächst eine wesentliche Ungleichheit auf den beiden Seiten. Auf der einen (Fig. 3) sieht man den breiten Ansatz der Trigeminusplatte an der zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum ausgespannten Bahn, der aber, sich rasch verschmälernd und spitz auslaufend, sehr bald ein Ende nimmt. Dann folgen 3—4 Schnitte nach der Sagittal-Mittelebene zu, in denen überhaupt keine Zellen der Trigeminusplatte erhalten zu sein scheinen; danach aber tritt ein durch 8 Schnitte sich fortsetzender, mitten im Mesenchym liegender kugliger Klumpen von Ganglienleistenzellen auf, der in der Richtung der eben beschriebenen kegelförmigen Ganglienzellmasse liegt, von der er sich, ihr vorderstes Ende bildend, bereits räumlich abgetrennt hat. Hier und da treten, in der Nachbarschaft des Kumpens, besonders caudo-dorsalwärts einzelne kleinere Restgruppen von Ganglienleistenzellen auf. Dann folgen wieder eine Reihe von Schnitten, die anscheinend keine Spur von solchen Zellen enthalten, und schließlich finden sich auf dem Rücken des Hinterhirns nochmals eine Anzahl von Zellen, die offenbar von Anfang der Ganglienleistenbildung her dort liegen geblieben sind. Auf der anderen Seite desselben Embryos (Taf. 13 Fig. 4) ist die Trigeminusplatte auf ein schmales keulenförmig gestaltetes, der G. Gasseri-mesocephalicum-Bahn aufsitzendes Stück reducirt; von einem abgetrennten Klumpen dagegen sieht man nichts, nur in der Nähe des oberen Theils der Hinterhirnwandung sind ein beträchtlicheres und zwei kleinere Klümpchen von Ganglienleistenzellen zu finden.

Embryo XXXIII 256 von 7—8 mm Länge zeigt auf der einen Seite einen stabähnlichen Fortsatz als Rest der Trigeminusplatte auf der Bahn zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, an dessen oberem, dem Rautenhirn näheren Ende eine knotenförmige Anschwellung sich findet, mit welcher die Bildung endet, ohne eine unterscheidbare Gruppe von Ganglienleistenzellen auf der Kuppe des Hinterhirns zu hinterlassen. Auf der andern Seite besteht ein ähnlicher, etwas gekrümmter Ausläufer von dem Strang zwischen G. Gasseri und mesocephalicum gegen das Hinterhirn, welcher aber auf der Hälfte seiner Bahn zu einem Knoten anschwillt und von da als mäßiger Zellstrang bis über die Seitentheile des Hinterhirns sich fortsetzt.

Embryo XXXIII 259 von 8 mm Länge zeigt einen kurzen, sich verschmälernden Zellenstab auf der einen Seite, der aber dicht vor seinem Aufhören eine ovale Anschwellung besitzt. Bis hinauf auf die Kuppe des Hinterhirns finden sich keine weiteren Reste der Ganglienleiste, nur gerade über dem Hinterhirn liegt wieder an der typischen Stelle ein rundliches Klümpchen, das etwa 4 Schnitte einnimmt. Auf der andern Seite sind ähnliche Verhältnisse, nur ist die Anschwellung nicht vorhanden.

Embryo XXXIII 260 von 8 mm Länge zeigt auf der einen Seite den schmalen Strang, dessen Basis gegen die bisher beobachteten Fälle sich wesentlich verschmälert hat, und der keulenförmig anschwillt, dann aber mitten im Mesenchym ein Ende nimmt. Erst nach 8—9 Schnitten von $7^1/_2\,\mu$ treten wieder Zellreste der Ganglienleiste in der Nachbarschaft des Hinterhirns auf und setzen sich bis dicht vor die Naht desselben fort. Auf der andern Seite desselben Embryos (Taf. 11 Fig. 9) fehlt der Strang, welcher von der Verbindungsbahn des G. Gasseri und mesocephalicum nach dem Hinterhirn gerichtet ist, wohl aber findet man mitten im Mesenchym einen durch 6 Schnitte sich ausdehnenden kugligen Klumpen von Ganglienleistenzellen ohne Verbindung weder nach oben oder nach unten, und von diesem Klumpen dorsalwärts nach weiteren drei Schnitten wiederum eine Anzahl von Ganglienleistenzellen in der Nachbarschaft des Hinterhirns, die sich aber nicht bis auf den Rücken desselben verfolgen lassen.

Embryo XXXIII 236 von 9 mm Länge lässt auf beiden Seiten den Zustand erkennen, der auf der einen Seite des vorhergehenden vorgefunden ward: von dem ganzen primären Trochlearis sind in sichtbaren Spuren nur erhalten geblieben ein sehr dichter durch sechs, Schnitte von $7^1/_2\,\mu$ sich fortsetzender, im Mesenchym gelegener kugliger Klumpen und ein zweiter kleinerer, welcher mehr nach oben und vorn in der Nachbarschaft des Hinterhirns liegt. Über dem letzteren findet sich keine Gruppe von Ganglienleistenzellen — ob und wie viele vereinzelte aber inmitten der mesodermalen Mesenchymzellen übrig geblieben sind, auch auf den Seiten in der Nachbarschaft jener dickeren Klumpen und des zwischen G. Gasseri und mesocephalicum sich ausspannenden Strange, das lässt sich leider nicht feststellen.

Embryo XXXIII 234 ebenfalls von 9 mm Länge zeigt wiederum die beiden großen Klumpen im Mesenchym auf beiden Seiten: der eine ist aber gestreckterer Gestalt, während der andre ganz kuglig

ist. In der Nähe des Hinterhirns findet sich auf der einen Seite gleichfalls ein kugliger Klumpen, auf der andern nur eine unregelmäßig gestaltete Gruppe von Ganglienleistenzellen. Auf der Kuppe des Hinterhirns, neben der Naht, liegen auf der einen Seite gleichfalls Reste solcher Zellen.

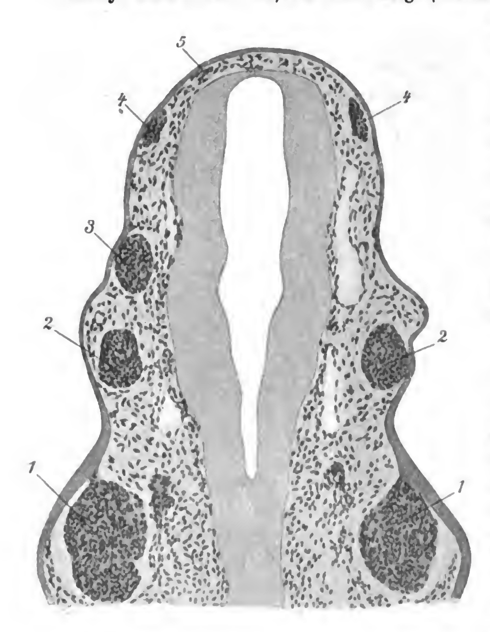
Embryo XXI 644—48 von 9—19 mm Länge (Taf. 11 Fig. 11) zeigt auf der einen Seite zwei beträchtliche Klumpen, welche durch einen dünnen Stab, in dem schon Andeutungen von Faserzellbildung enthalten sind, mit dem oberen Theil der Commissur zwischen Ganglion Gasseri und G. mesocephalicum verbunden sind — eigentlich wurzelt dieser Stab schon direct auf dem G. Gasseri. Die erste Anschwellung ist sehr massig, birnförmig, dann verschmälert sich die Zellmasse, um aber nochmals zu einem kleineren Klumpen anzuschwellen. Danach ist eine Unterbrechung in der Continuität der primären Trochlearisreste; erst weiter nach der Mittelebene zu findet sich dicht neben dem Medullarrohr ein dritter Klumpen in der Gegend des späteren Chiasmas. Über dem G. mesocephalicum, in der Nachbarschaft des Mittelhirns, auf seiner Grenze zum Zwischenhirn findet sich gleichfalls ein Klümpchen.

An dieser Stelle möchte ich eines häufig auftretenden Klumpens gedenken, der oberhalb und außerhalb der Nasen-Einstülpung gefunden wird und durch die lange Commissur, welche vom G. mesocephalicum nach vorn läuft und die Bahn des späteren Ophthalmicus profundus darstellt, mit eben dem G. mesocephalicum und dadurch auch mit dem G. Gasseri und der ganzen Vorderkopf-Ganglienplatte verbunden wird. (Siehe Taf. 11 Fig. 11.) Dieser Zellklumpen, ein Residuum der vordersten, durch die Kopfbeuge vor das Auge gelagerten Ganglienleistenpartie des Zwischenhirns, ist insofern merkwürdig, als er längere Zeit in voller Selbständigkeit, abgelöst von der Commissur beobachtet werden kann. Es ist mir noch nicht gelungen, seine weitere Bildung und Neubildung mit Sicherheit festzustellen, aber es erscheint mir nicht unmöglich, dass er mit dem von Pincus, Allis und in letzter Zeit von Locy beschriebenen vordersten neuen Nerven zu thun haben könnte, welcher neben dem Olfactorius gefunden ward.

Auf der andern Seite dieses Embryos sind nur zwei größere Klumpen zu sehen, deren einer mit dem G. Gasseri durch einen Zellstab verbunden ist, während der andre größere weiter dorsalwärts frei im Mesenchym liegt. Auch auf dieser Seite ist der Klumpen resp. Ganglion neben der Nasengrube sehr deutlich vorhanden und

durch eine Commissur (Opthalmicus profundus) mit dem G. mesocephalicum verbunden.

Embryo XXXIII 251—52, von 9 mm Länge (nebenstehender Holzschnitt) lässt auf Horizontalschnitten die Lagerung der verschiedenen Klumpen und Ganglienzellgruppen sehr klar erkennen. Bei (1) trifft man beiderseits das große Facialis-Ophthalmicus-Ganglion, bei (2) das Ganglion Gasseri, bei (3) nur auf der einen Seite das eine Trochlearis-Ganglion, bei (4) auf beiden Seiten das andre, bei (5) auf der einen Seite die Chiasma-Gruppe von Zellen über dem Dach des Hinterhirns. Diese bildliche Darstellung soll das Verständnis der topographischen Beziehungen dieser rudimentären Ganglien erleichtern.



Embryo XXXIII 211 von 10 mm Länge bietet uns auf der einen Seite das Bild der beginnenden Auflösung des größeren der beiden herkömmlichen Klumpen, insofern nicht mehr eine mehr oder weniger abgerundete Kugelgestalt, sondern ein Haufen unregelmäßig nach den verschiedensten Seiten auseinander weichender Zellen vor uns liegt. Zugleich aber sieht man, dass eine beträchtliche Anzahl dieser Zellen eine differenzirende Entwicklung begonnen haben, die ebenfalls dazu beiträgt, den Eindruck, den diese Klumpen bisher

machten, zu verändern. Die Zellen nehmen z. Th. längliche, z. Th. zugespitzte Gestalt an, auch treten Mitosen auf. Von dem oberen Klümpchen ist auf dieser Seite des Embryos keine sichtbare Spur übrig geblieben, auch auf dem dorsalsten Theil des Hinterhirns kann man keine Ganglienleistenzellen nachweisen. Auf der andern Seite sind die Entwicklungsvorgänge andre: hier findet man noch eine schmale, stabartige Zellmasse dem Strange zwischen G. Gasseri und mesocephalicum aufsitzend, die in einer kurzen keulenförmigen Verdickung endet: darauf folgt, aber von ihr getrennt, ein von stark gelockerten Zellen gebildeter Klumpen, welcher wiederum allerhand Veränderungen der ihn zusammensetzenden Zellen aufweist, dann aber folgt, getrennt von dem eben beschriebenen, ein dichter Klumpen Ganglienleistenzellen seitlich vom Hinterhirn, und schließlich, getrennt von diesem, eine Anzahl nahe zusammenliegender Zellen über dem Hinterhirn.

Embryo XXXIII 214, wiederum von 10 mm Länge, zeigt auf der einen Seite nur ein ganz kleines isolirtes Klümpchen von Ganglienleistenzellen in großer Nähe des das Ganglion Gasseri mit dem mesocephalicum verbindenden Stranges der Commissur, sonst aber keine Spur von Zell-Agglomerationen auf der ganzen Seite bis hinauf zur Kuppe des Hinterhirns. Auf der andern Seite dagegen sind die beiden üblichen kugligen Klumpen erhalten, liegen aber in größerer Nähe von einander; sonst nachweisbare Zellreste über dem Hinterhirn fehlen.

Embryo XXXIII 205 von 10,5 mm Länge weist wiederum auf beiden Seiten einen Rest der stabförmigen Verbindung der Hinterhirnplatte mit dem commissuralen Strange zwischen G. Gasseri und mesocephalicum auf, und zwar sieht man auf der einen Seite, wie die Zellen, welche diesen Stab bilden, bereits eine deutliche Umformung erlitten haben. Sie sind nämlich stark in die Länge gezogen, liegen überhaupt nur in der Zweizahl nebeneinander, ihre Kerne sind spindelförmig und ungefähr 6 mal so lang als breit. Die ziemlich lang ausgezogenen schmalen Stäbe erweitern sich keulenförmig, brechen dann ab und in der Richtung ihrer Verlängerung liegt inmitten des Mesenchyms der in Auflösung befindliche, größere Klumpen, dessen Umrisse nicht mehr glatt und gerundet sind, dessen Zellen vielmehr auseinander streben. Auf der andern Seite sind die Verhältnisse ganz ähnlich, doch fehlt hier die dünne Verbindung zwischen dem keulenförmigen Stabe und dem Strange zwischen G. Gasseri und mesocephali-

cum. Über dem Hinterhirn erkennt man keine Reste von Ganglienleistenzellen.

Embryo XXXIII 222 von 11 mm Länge. Wir finden auch auf beiden Seiten Reste des schmalen Stabes, der senkrecht auf der zwischen G. Gasseri und mesocephalicum bestehenden Commissur sich aufrichtet, und diese Reste zeigen wiederum die Differenzirung ihrer Zellen durch Ausziehen ihrer Kerne und Plasmen. Der Stab verliert sich im Mesenchym. Gleich darauf im nächsten Schnitt ist der untere, größere der beiden üblichen Klumpen angeschnitten: dicht neben ihm liegt aber noch eine unregelmäßige Masse von Ganglienleistenzellen, die wohl früher das Verbindungsmaterial zu dem Stabe hergegeben hat, jetzt aber ihre Zellen gleichfalls in verschiedenen Richtungen gekrümmt und verlängert zeigt. An dem Klumpen selber kann man eine Art von Differenzirung erkennen: es besteht ein Kern von fast concentrisch gelagerten Zellen, deren Plasma sich so nahe an einander legt, daß es wie eine gelb (durch Orange) gefärbte Masse erscheint, in welcher die violetten (Hämalaun) gefärbten Kerne dicht an einander gedrängt sind, während um diese concentrische Kernmasse die übrigen Zellen lockerer herumliegen und hie und da Ausläufer in die Peripherie zu schicken scheinen, besonders aber in dorsaler Richtung gegen das Hinterhirn zu, wo das zweite Klümpchen liegt, das gleichfalls an seiner Peripherie allerlei Zacken und Fortsätze zu bilden anfängt, und dessen Zellen auch dichteres gelbgefärbtes Plasma erkennen lassen. Auf der andern Seite bestehen ähnliche Zustände, nur fehlt das obere Klümpchen.

Embryo XXXIII 226, 11 mm Länge. Hier haben wir auf beiden Seiten Reste des mit der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum zusammenhängenden Stabes, welcher in der Differenzirung seiner Zellen die Tendenz des Faserbildens erkennen lässt. Auf der einen Seite ist sogar eine eigenthümliche Complication zu sehen, da von dem Stabe ein seitlicher Fortsatz gegen das G. mesocephalicum zu ausgeht, als sollte noch eine Verbindung hergestellt werden, oder als wäre eine ältere Verbindung hier noch erhalten worden. Der Strang setzt sich in das Mesenchym fort, an der Stelle aber, wo sonst der untere, größere der beiden Klumpen zu liegen pflegt, finden sich nur lockere Zellen in aufgelöster Ordnung, die sich nach dem Hinterhirn zu in einen unregelmäßig gelagerten schmalen Strang fortsetzen, dessen längliche Zellen wiederum den Eindruck machen, als seien sie im Begriff die Bildung von Fasern vorzuneh-

men. Ein oberes Klümpchen wird nicht angetroffen; an seiner Stelle trifft man zwei isolirte kleine Gruppen von Zellen, die gegen das Hinterhirn zu gerichtet sind. Auf letzterem finden sich nachweislich keine Überreste von Ganglienleistenzellen. Auf der andern Seite bemerkt man noch eine Spur des unteren Klümpchens, aber schon in innerer Auflösung; ein oberes Klümpchen ist nicht zu sehen.

Embryo XXXIII 194 von 11,5 mm Länge. Wir finden auch hier ein stabähnliches Residuum der Trigeminusplatte auf der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, welches sich dorsofrontalwärts fortsetzt und bald zu einem großen ovalen Klumpen anwächst, dessen Kern wiederum den Eindruck concentrischer Anordnung der Zellen und Kerne macht, während die an der Peripherie sich findenden Zellen sich so anordnen, dass das ganze Gebilde eher eine Spindelform erreicht, deren Längsachse nach dem Rautenhirn gerichtet ist. Nicht weit von diesem großen Klumpen treffen wir einen zweiten kleineren, ohne sichtbare Verbindung mit dem ersteren, weiterhin aber noch einen dritten, von ähnlichem Umfange wie den zweiten. Diese drei Klumpen liegen alle seitlich im Mesenchym, keiner, auch der dritte nicht, in der unmittelbaren Nachbarschaft des Hinterhirns oder über seinem Dache, wo sich keine nachweisbare Spur von Ganglienleistenzellen mehr vorfindet. Auf der andern Seite finden sich nur die beiden unteren Klumpen, und der unterste zeigt keine stab- oder strangförmige Verbindung mehr mit der Commissur zwischen Ganglion Gasseri und mesocephalicum.

Embryo XXXIII 208 von 11 mm Länge zeigt uns auf beiden Seiten ein unbedeutendes Klümpchen in der Nähe der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum und eine zweite, gleichfalls geringfügige Ansammlung von Ganglienleistenzellen seitlich dorsal vom Hinterhirn; das ist Alles, was vom primären Trochlearis übrig geblieben zu sein scheint.

Embryo XXXIII 199 von 12 mm Länge bietet folgende interessante Varianten des herkömmlichen Zustandes. Auf der einen Seite findet man den Strang, welcher von der Commissur des G. Gasseri und mesocephalicum gegen das Hinterhirn zu läuft und im Querschnitt wohl aus 4—6 neben einander liegenden Zellen besteht; er schwillt rasch zu einem großen, etwas ovalen Klumpen an, dessen innerste Partie wiederum den Eindruck mehr oder weniger concentrisch gelagerter Zellen und Kerne macht, während die Rinden-Zellschichten gelockerter erscheinen und dorsalwärts in einen Strang noch lockerer auf einander folgender Zellen sich fortsetzen, die in ein ebenso

lockeres Klümpchen gelangen, das sich aufzulösen scheint und nur in zwei Schnitten sichtbar ist, während der ovale Klumpen durch 8—9 Schnitte zu verfolgen ist. Schließlich findet sich seitlich, neben dem Hinterhirn noch eine dritte Ansammlung von Ganglienleistenzellen — auf dem Dache des Hinterhirns aber konnte ich keine finden. Auf der andern Seite sehen wir nun statt jenes, aus 4—5 Zelllagen bestehenden Stranges vielmehr eine breite Pyramide von Ganglienleistenzellen der Gasseri-mesocephalicum-Commissur aufsitzen, ganz so, wie wir sie an Stadien von 6—8 mm Länge noch finden: aber wir können, dem höheren Alter und vorgeschritteneren Entwicklungsstadium entsprechend, die Gruppirung der Zellen dieser Pyramide in besonderer Beziehung zu Zellen sehen, welche diese Commissur durchsetzen: sie sind ebenso in die Länge ausgezogen, wie diese, welche dadurch ihren Zusammenhang mit G. Gasseri-Zellen andeuten, die das Ganglion ventralwärts durchsetzen und in die Bahn des N. maxillaris inferior eingreifen. Dorsalwärts aber geht die Fortsetzung der Pyramide zunächst als breite, aus vielen Zellen bestehende Masse, die sich erst allmählich verschmälert, in jenen unteren, ovalen Klumpen über, dessen innere Zellen dichter und concentrisch, die äußeren lockerer und unregelmäßig angeordnet sind, aber keinerlei sichtbaren Zusammenhang mit dem kleineren Klümpchen aufweisen, das weiter dorsal, aber immer noch inmitten des Mesenchyms und in beträchtlicher Distanz von der Wandung des Hinterhirns gelagert ist. Über dem Dach des Hinterhirns selbst finden wir keinen Rest von Ganglienleistenzellen.

Embryo XXXIII 188 von 12 mm Länge. Auf der einen Seite finden wir den üblichen stabartigen Strang von der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, müssen uns aber hier etwas eingehender mit ihm beschäftigen. Wie ich schon in der 23. Studie feststellte, liegt der vordere Theil der Mandibularhöhle zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, ja der Theil, von welchem der Obliquus superior und der vordere Theil des Rectus externus nach oben und außen abgehen, liegt grade unter der Commissur, die so zu sagen auf ihm reitet. Der Ausgangs- oder Verbindungspunkt der Commissur mit jenem strangförmigen Überrest der Trigeminusplatte liegt nun näher dem G. Gasseri als dem G. mesocephalicum; blickt man aber auf das Stück der Commissur, welches zwischen diesem Insertionspunkt und dem Beginn des eigentlichen G. mesocephalicum sich ausstreckt, so findet man grade über dem Punkt, wo die Commissur die Mandibularhöhle überbrückt, noch eine

leichte Erhebung, welche den Eindruck macht, als habe auch hier eine Verbindungsbahn zur Trigeminusplatte einstmals bestanden; dass gelegentlich sogar mehr, als eine bloße Erhebung sich findet, haben wir bei dem vorhergehenden Embryo gesehen, wo beide Erhebungen zu einer großen breiten Pyramide verbunden waren, ebenso auch bei dem Embryo XXXIII 226, wo eine Andeutung einer zweiten Verbindung zwischen der Commissur und der Trigeminusplatte beobachtet ward. Auf der andern Seite des vorliegenden Embryos ist weder von dem Strange noch von einer zweiten Erhebung auf der Commissur etwas erhalten. Auf beiden Seiten aber findet sich der übliche größere Klumpen, und weiter dorsal, aber immerhin nicht in unmittelbarer Nähe des Hinterhirns, ein zweiter kleinerer. An dem größeren bemerkt man eine noch stärkere Concentration der inneren Theile, als bisher, auch mehrfache Mitosen; die peripherischen Zellen aber sind noch mehr gelockert als seither, setzen sich aber in der Richtung des Stranges sowohl gegen die Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, wie auch dorsalwärts nach dem kleineren Klümpchen fort, als wollten sie eine Verbindung zwischen diesen Punkten herstellen, wobei auf der einen Seite eine Ansammlung von Ganglienleistenzellen zwischen den beiden Klumpen noch vorhanden ist.

Embryo XXXIII 146, 12,5 mm lang. Von Resten der Trigeminusplatte findet sich überhaupt nur auf der einen Seite der größere Klumpen in ähnlicher Gestalt, wie der vorher beschriebene, und etwas dorsaler ein schwacher Rest des zweiten. Auf der andern Seite ist davon nichts zu sehen; ebensowenig finden sich zusammenhängende Zellen jenes strangförmigen Stabes an oder in der Nähe der Commissur.

Embryo XXI 391 von 14 mm Länge. Auf der einen Seite sieht man den Rest des von der Commissur sonst ausgehenden Stabes inmitten des Mesenchyms, ohne Verbindung mit der Commissur, aber bis in die Gegend vordringend, in der sonst der große Klumpen zu liegen pflegt. Von letzterem scheinen nur einige wenige Zellen erhalten, die sich an die Reste jenes Stabes anschließen; zugleich aber ist gerade an der Stelle, wo sonst der Klumpen zu liegen pflegt, der Ansatz zu einem zweiten Strang gemacht, der freilich so kurz ist, dass er nur wie ein Widerhaken an der Spitze des andern Stranges aussieht. Der Strang hat an derselben Stelle ein Ende. Nach mehreren Schnitten folgt dann dorsalwärts der Rest des zweiten Klümpchens, der als eine unregelmäßig ge-

lagerte, aus einander laufende Gruppe von Ganglienleistenzellen erscheint. Sowohl viele von diesen Zellen als auch die des Stranges zeigen eine Streckung ihrer Kerne und ihres Plasmas, welches sich auch stärker durch Orange tingirt zeigt, als auf den jüngeren Stadien. Noch dorsaler, seitlich vom Hinterhirn, findet sich ein beträchtlicher dritter Klumpen, dessen Zellen aber auch schon die Tendenz zeigen, sich in die Länge zu strecken, ebenso wie der Klumpen selber. Auf der andern Seite bestehen ähnliche Verhältnisse, nur ist der mittlere Klumpen umfangreicher und zugleich mehr auseinander gezogen, so dass seine zahlreichen Zellen einen größeren Bezirk inmitten des mesodermalen Mesenchyms einnehmen. Hie und da erscheint auch Faserbildung durch Strecken einzelner Zellen sich vorzubereiten; das dorsal gelegene Klümpchen liegt in nächster Nähe des Hinterhirns.

Embryo XXII 844 von 14 mm Länge zeigt auf der einen Seite (Taf. 11 Fig. 13) zwei Klumpen von ansehnlicher Dicke: der obere, kleinere liegt in der Nähe des Hinterhirns, wo später der Trochlearis den proximalen Theil seines Laufs vom Dach desselben antritt, der andre, sehr viel bedeutendere liegt in der Mitte des Raums zwischen dem Dach des Hinterhirns und der Wurzel des G. Gasseri, mitten im Bindegewebe; Faserbildung ist noch nicht eingetreten, aber eine Differenzirung der Zellen beider Klumpen ist sichtbar, insofern die äußeren Schichten sich auflockern, die inneren aber concentrische Lagerung zeigen. Zellreste eines strangförmigen Stabes auf der Commissur der G. Gasseri und mesocephalicum sind auf dieser Seite nicht vorhanden, wohl aber auf der andern (Taf. 11 Fig. 14 und Taf. 17 Fig. 16 und 17), wo sie auf dünnem Stiel beginnend zu einem dicken Klumpen anschwellen, an dem Zelldifferenzirung wie auf der andern Seite bereits eingetreten ist: die äußeren Schichten beginnen schon anzuwachsen, um Fasern zu bilden. Ein zweiter, ähnlich großer Klumpen liegt nicht weit von dem eben beschriebenen entfernt und zeigt gleichfalls beginnende Differenzirung; ein dritter endlich findet sich in der Nähe des Hinterhirns, ist aber bedeutend kleiner. Wirkliche Faserbildung ist noch nirgends zu sehen, vom eigentlichen Trochlearis noch keine Spur vorhanden.

Embryo XXII 838 von 15 mm Länge zeigt einen kurzen, dünnen Rest des strangförmigen Stabes, der aber im Bindegewebe sehr rasch endet. Dann folgt ein trapezförmiger Klumpen im Bindegewebe beträchtlich höher gelegen als die üblichen Klumpen, und jenseits der Mitte des Zwischenraums zwischen G. Gasseri-Wurzeln

und dem Hinterhirndach, ferner ganz geringfügige Ansammlung von Ganglienleistenzellen auf der Höhe des Hinterhirns. Faserbildung ist nicht zu erkennen. Auf der andern Seite ist der strangförmige Stab bereits verschwunden; an der Stelle des trapezförmigen Klumpens, also auch jenseits der Mitte des bindegewebigen Zwischenraums findet sich ein sehr großer Klumpen Ganglienleistenzellen mit deutlichen, orange-gefärbten centralen Zellen und lockeren Außenschichten, welche bereits angefangen haben, nach verschiedenen Seiten Ausläufer zu bilden. Auf der Höhe des Hinterhirns findet sich ein kleines Häufchen Ganglienleistenzellen. Eigentliche Faserbildung ist aber noch nirgends zu erkennen.

Embryo XXI 402 von 15 mm Länge. Bei diesem Embryo treffen wir nun schon wesentliche Veränderungen. Von dem Strange, der von der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum auszugehen pflegt, ist auf beiden Seiten kein Rest übrig geblieben, auf der einen Seite aber ist die oft beschriebene keulenförmige Anschwellung des Stabes erhalten geblieben als eine kuglige Gruppe dicht aneinander gelagerter Ganglienleistenzellen, welche durchaus denselben Eindruck hervorrufen, wie die bisher erwähnten Klumpen und Klümpchen. Von demselben geht proximal- und dorsalwärts ein sich verschmälernder Strang von Zellen aus, deren Gestalt in der üblichen Weise in die Länge gezogen und deren Plasma durch Orange gelb tingirt erscheint. Dieser Strang verliert sich auf der Höhe der Wurzel des G. Gasseri inmitten des mesodermatischen Mesenchyms. Nach weiteren 8—9 Schnitten, also beträchtlich näher der Medianebene, folgt wiederum ein Klumpen von beträchtlichem Umfange, der sich dorsalwärts in einen kurzen Strang fortsetzt. Der Klumpen sowohl wie der Strang zeigen ihre Zellen mit gelb tingirtem Plasma, verschiedene Mitosen in ihrer Mitte, zugleich aber Spuren von Auflösung verrathend. In einiger Entfernung von diesem Klumpen, frontalwärts, sieht man Spuren eines durchschnittenen Stranges, dessen Kerne gestreckt, dessen gleichfalls gestrecktes Plasma gelb tingirt ist. Noch ehe der letzte Schnitt durch die proximale Partie des Klumpens geführt ist, sieht man einen etwas voluminöseren Strang quer durch das Mesenchym — das man jetzt auch schon interstitielles Bindegewebe nennen könnte — gehen, welcher peripheriewärts sich in zwei dünnere Äste spaltet, deren einer in die vorher erwähnten dünnen Stücke sich fortsetzt. An einer Stelle, dorsalwärts, schwillt dieser Strang etwas an und zeigt eine größere Zahl von Zellen, von denen sogar quergerichtete Fort-

sätze in das Bindegewebe ausgehen, aber rasch ihr Ende finden, während der Strang selbst nach dem Hinterhirn sich fortsetzt, oft nur 2—3 Zellen dick, nur durch die gelbe Tinction des Zellplasmas von den übrigen Zellen unterschieden werden kann und seitlich und dorsal vom Hinterhirn oft ganz verschwindet, dann aber im Querschnitt getroffen wiederum durch die gelbe Farbe des Plasmas unterscheidbar ist und schließlich nahe der dorsalen Mitte des Hinterhirns aber wieder zu verschwinden scheint. Dies ist indessen nur soweit der Fall, als er als freiliegender Strang verschwindet: die Zellen aber und ihr lang gestrecktes Plasma, welche ursprünglich bis hinauf zur dorsalen Naht des Hinterhirns gefunden werden, haben sich den dorsalen Schichten des Hinterhirndachs dicht angeschlossen, ja sie stehen sogar mit beiden Seiten derselben in Zusammenhang und scheinen mit dem bereits bestehenden Chiasma des Trochlearis zu thun zu haben. Auf Sagittalschnitten ist dieser Process weniger deutlich, wesshalb ich seine speciellere Darstellung erst weiter unten im Besonderen vornehmen werde.

Auf der andern Seite fehlt, wie schon gesagt, der von der Commissur des G. Gasseri und mesocephalicum ausgehende Strang völlig; auch die im andern Antimer vorhandene kuglige Anschwellung an seinem Ende fehlt; wohl aber ist der größere Klumpen vorhanden, welcher auch auf der andern Seite sich fand, dort aber nicht mit den übrigen Strängen in Verbindung stand, die an ihm vorbeiziehen und die Bahn des eigentlichen Trochlearis bilden. Hier dagegen findet man den dicken Strang des Trochlearis in unmittelbarem Zusammenhang mit diesem größeren Klumpen (Taf. 13 Fig. 12—14), zugleich aber auch Indicien, dass der Strang zwar auf seinem Wege vom Hinterhirn her mit dem Klumpen in Verbindung tritt, aber auf derselben Höhe einen Ast oder, wenn man will, eine Fortsetzung seiner selbst ventralwärts sendet, die gegen das Auge zu verläuft, nach einigen Schnitten indessen inmitten der Bindegewebszellen nicht weiter verfolgt werden kann. Ob diese sich immer dünner gestaltende Forsetzung noch nicht bis in die Nähe der Augenmusculatur gelangt ist, oder ob sie nur nicht sichtbar geworden ist, wage ich nicht zu entscheiden: wir werden Fälle kennen lernen, wo schon dicht am Obliquus superior der Beginn der Faserbildungen zu sehen ist, während dorsalwärts die Fortsetzungen nicht erkennbar sind; es bestehen da mancherlei Varianten, über die wir weiter unten im Zusammenhange sprechen werden. Hier

interessirt es aber sehr, den deutlichen Zusammenhang des großen Klumpens mit der Faserbahn des Trochlearis nachzuweisen und zugleich festzustellen, dass diese Faserbahn den Klumpen völlig ausschließt (Taf. 17 Fig. 13), sich dann aber als breiter Strang, unabhängig von der bereits erwähnten Fortsetzung des Trochlearis, gleichfalls ventralwärts fortsetzt und sich in zwei dünnere Äste spaltet, die wie jene Fortsetzung des eigentlichen Trochlearis auch mitten im interstitiellen Bindegewebe aufzuhören scheinen, in der Nähe des Auges oder andrer mehr ventral gelegener Gebilde keinenfalls aufgefunden werden. Es erübrigt noch zu erwähnen, dass ein dünner Verbindungsstrang zwischen der ventralen Fortsetzung der eigentlichen Trochlearisbahn und dem Strange besteht, welcher ventralwärts von dem dicken Klumpen abgeht, ein andrer dünner Fortsatz aber dorsalwärts von dem Klumpen in paralleler Richtung mit dem eigentlichen Trochlearis gegen das Hinterhirn zu verläuft, aber nur eine mäßige Länge (gleich dem Durchmesser des Klumpens) erreicht und dann im Bindegewebe verschwindet. Den eigentlichen Trochlearis kann man aber dorsalwärts, wie auf der andern Seite, zum Hinterhirn verfolgen, wo er um dessen Außenseite herum zur dorsalen Mittellinie zieht und mit jenem der andern Seite das Faser-Chiasma bildet.

Es folgt Embryo XXXIII 317 von 16 mm Länge. Hier sehen wir wieder einen andern Zustand erhalten. Es besteht schon ein deutliches Chiasma auf der dorsalen Fläche des Hinterhirns, und von demselben aus steigt jederseits ein mehrfasriger Strang nach beiden Seiten ventralwärts, gegen das Auge resp. den Obliquus superior zu gerichtet. Auf halbem Wege findet sich eine länglich gestaltete Anschwellung dieses Stranges, von dessen Beschaffenheit die Abbildung auf Taf. 12 Fig. 3 die beste Anschauung gibt. Es ist besonders bemerkenswerth, dass von dieser Anschwellung an zwei Stellen kurze Abzweigungen ausgehen, deren obere an ihrem Ende zu einem kleinen Klümpchen anschwillt, während die untere mitten im interstitiellen Bindegewebe abrupt endet; beide Zweige sind frontalwärts gerichtet. Die Anschwellung im Lauf des Trochlearis endet gleich nach der Abgabe dieser Zweige an einer Bifurcation, von der aus zwei wesentlich schmälere Zweige weiter abwärts ziehen. Der vordere der beiden] Zweige verliert sich für das Auge allmählich im Bindegewebe, wenigstens hat es mir nicht gelingen wollen, ihn noch nach 20 Schnitten, die auf die Bifurcation folgen, aufzufinden. Auch

der hintere Zweig, obwohl von Hause aus stärker, als der vordere, geht verloren, auch ihn vermochte ich nicht weiter zu verfolgen. Anfänglich glaubte ich den Ausläufer einer ovalen keulenförmigen Anschwellung, die sich durch mehrere Schnitte ausdehnt und dicht über dem G. Gasseri liegt, mit dem sie jedoch nicht mehr in zelliger Verbindung steht, für die Fortsetzung des hinteren Zweiges halten zu dürfen, aber das ist ein Irrthum: derselbe endet blind im Mesenchym. Außerdem sind G. mesocephalicum und G. Gasseri schon so nahe an einander gerückt, dass von der Commissur, auf der sonst der Strang zu stehen pflegt, der von der Hinterhirnplatte übrig bleibt, kaum mehr ein nennenswerther Theil vorhanden ist, vielmehr beide Ganglien ihn incorporiren. Übrigens sind auch die verschiedenen Theile des Facialis-Ganglions so nahe an das G. Gasseri gerückt, dass sie fast damit verschmelzen. (Vgl. Taf. 12 Fig. 3.)

Auf der andern Seite verhält sich Alles fast genau ebenso, nur kann man hier die beiden distalen Ausläufer des Trochlearis bis an den Obliquus superior deutlich verfolgen.

Embryo XXI 352 von 17 mm Länge zeigt gleichfalls das Chiasma des Trochlearis oder wenigstens das Einlaufen und Zusammentreffen der Wurzelfasern am Rücken des Hinterhirns. Von dort geht jederseits ein einfacher, mehrfaseriger Strang über die Seiten des Hinterhirns ventralwärts und verläuft auf der einen Seite anfänglich in gerader Richtung und ohne nennenswerthe Verdickung, dann aber frontal- und distalwärts in die obere Augengegend, wo er in der Nähe des Obliquus superior von mir nicht weiter verfolgt werden konnte, entweder weil er sich theilt und zu dünn wird, oder weil er es noch nicht zur Faserbildung in diesem äußersten Theil seines Laufes gebracht hat. Auf der Hälfte der Strecke, die er so zwischen Hinterhirn und Obliquus superior zurücklegt, läuft er vorbei an einem beträchtlichen Klumpen von Ganglienleistenzellen, ohne mit demselben in Contact oder auch nur in Faserverbindung zu treten.

Es ist nun von großer Bedeutung, die Formation dieses Klumpens in ihren Einzelheiten kennen zu lernen. Seine Gestalt ist eiförmig, doppelt so lang als breit, nach unten zu etwas länger als nach oben, aber auf beiden Polen abgerundet. Er setzt sich zusammen aus einer Masse von Ganglienleistenzellen, deren Kerne violett gefärbt erscheinen, während das Zellplasma durch Orange gelblich gefärbt ist. In der Mitte des Klumpens trifft man eine Anzahl zerfallender Kerne und vielfach kernfreies gelbliches Plasma, welches sich be-

sonders nach dem oberen Pol zu verdichtet. Dieses Plasma nimmt auf den nach außen liegenden Schnitten mehr und mehr faserartiges Gefüge an, und auf 357 I 2—6 treten deutliche Fasern auf, die von Rindenkernen des Klumpens eingefasst werden, aber nicht über den oberen Pol des Klumpens hinausragen. Zwischen den Fasern finden sich keine Kerne, nur um das, freilich nur kurze, Faserbündel herum liegen sie genau so angeordnet, wie die Kerne um den bereits faserigen eigentlichen Trochlearis.

Auf der andern Seite verhalten sich die Dinge wesentlich anders, aber nicht weniger interessant. Der Trochlearis steigt bis zur Sattelhöhle als ein von einem beträchtlichen Zellmantel umhüllter Strang aus dem Chiasma herab. Dann trifft er auf einen Klumpen Ganglienleistenzellen, der eine längliche Eiform besitzt, aber schmaler als der auf der andern Seite ist, und dessen obere Spitze mehr in die Länge gezogen erscheint. In diese obere Spitze tritt der Trochlearis ein: sein Zellmantel setzt sich in die Rindenzellen des Klumpens fort, seine Fasern ziehen durch ihn hindurch, theilen sich aber im Innern des Klumpens in 2 Stränge, die in einem Winkel von etwa 40° auseinander gehen. Der hintere ist stärker als der vordere, beide schlagen aber bald eine parallele Richtung ein und durchziehen getrennt die sich bereits verdichtende Zellmasse der späteren Orbitalwandung; hernach laufen sie nach außen auf den Obliquus superior zu, sind aber dort nicht klar zu erkennen. Eigene Faserbildung des Klumpens ließ sich nicht feststellen. Dagegen aber trifft man etwas weiter nach innen, nicht weit von dem eben erwähnten hinteren Ast des Trochlearis einen Zellstrang, welcher caudalwärts läuft und in einen birnförmigen kleineren Klumpen einmündet, welcher etwas vor dem G. Gasseri sich findet und so gelegen ist, dass man ihn unwillkürlich für ein kleines vorderes Ganglion zu halten versucht wird, welches seriatim mit dem Facialis- und Gasseri-Ganglion auf einer Linie stehen und etwa dem Rautenhirn-Neuromer zugeschrieben werden könnte, welches den vorderen Abschluss der Rautengrube bildet, d. h. also dem 2. Trochlearis-Neuromer. Dieser Klumpen scheint noch Andeutung von Faserbildung zu besitzen, jedenfalls verlängert sich seine untere Spitze zu einem längeren Strange, der aus Plasmafasern und länglichen Kernen besteht und auf die Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum hin strebt, ohne sie indess zu erreichen: vielmehr liegt dieser Klumpen mit seinem

vorderen, auf den Trochlearis gerichteten Ausläufer und seinem unteren Faserstrange als Insel im Mesenchym.

Embryo XXII 849 von 17 mm Länge lässt einige neue Varianten erkennen. Auf dem Dache des Hinterhirns ist der Trochlearis schon mit seinen Fasern sichtbar — freilich lässt sich wenig vom eigentlichen Chiasma unterscheiden. Jedenfalls sind die Basalstücke des Trochlearis recht schmale Fasern, wenn sie auf der Seite des Hinterhirns ventralwärts ziehen. Sind sie inmitten des seitlichen Bindegewebes angekommen, so fangen sie einen unregelmäßigen Lauf an, schlängeln sich, nehmen an Umfang zu und beginnen sogar sich zu verästeln, und zwar in solchem Maße, dass es unmöglich erschien, diese zahlreichen, z. Th. aus den feinsten, nur 1 Zelle starken Zweigen bestehenden Theilungen in ihrem Zusammenhange und mehrfacher Maschenbildung zu verfolgen. Das Bild dieser Fasern erinnert an die Verhältnisse, die wir später bei den Squaliden, besonders bei *Scyllium* kennen lernen werden. Man sieht mehrfach auf demselben Sagittalschnitt 4 verschiedene, beträchtlich von einander getrennte feinste Fasern laufen und ist manchmal versucht, zu glauben, dass einzelne dieser Fasern gar keinen Zusammenhang mit den andern haben, vielmehr aus isolirt liegenden Zellen ausgewachsene Fasern ohne Anfang und Ende darstellen. Der Hauptstrang des Trochlearis aber schwillt auf der Mitte seines Verlaufs zu einem länglichen mehrfach gebogenen Stück an, welches aussieht wie der Rest eines früher bestanden habenden länglichen Ganglienleisten-Zellklumpens; es steht in mehrfacher Verbindung mit den Nachbarsträngen und läuft in eine mäßig dicke peripherische Faser aus, welche durch die sich bildende bindegewebige Orbitalwandung hindurch zum Obliquus superior gerichtet ist — ihren genaueren Verlauf konnte ich leider nicht feststellen.

Auf der andern Seite besteht ein ähnlicher Verlauf des Trochlearis, nur mit geringerer Verästelung. Dafür aber tritt nicht nur ein Rest des strangförmigen Stabes auf der Commissur auf, sondern zwischen demselben und dem Trochlearis, aber noch in beträchtlicher Nähe des G. Gasseri und mesocephalicum in genau derselben Lagerung, wie der beim vorigen Embryo beschriebene birnförmige Klumpen, der seriatim dem G. Facialis und Gasseri zu vergleichen war, findet sich ein ansehnlicher Zellklumpen, welcher in seiner etwas in die Länge gezogenen Gestalt mit centraler Differenzirung der Zellen die deutlichste Faserbildung erkennen lässt, welche Fasern proximal-dorsalwärts gegen die Mitte des Trochlearis-Verlaufs ge-

richtet sind, aber ehe sie denselben erreichen, plötzlich im Bindegewebe aufhören, so dass weder mit dem Trochlearis noch mit der G. Gasseri-mesocephalicum-Commissur ein Zusammenhang besteht.

Embryo XXI 419 von 17,5 mm Länge zeigt auf beiden Seiten ziemlich einfache Verhältnisse. Der Trochlearis verläuft in normaler Weise vom Hinterhirn ventralwärts; auf der einen Seite geht er ohne Gabelung und ohne jede Unterbrechung direct auf den Obliquus superior zu; auf der Hälfte dieser Strecke liegen proximalwärts die Reste eines Klümpchens von Ganglienleistenzellen, die aber in keinen Zusammenhang mit ihm treten, auch keine nennenswerthen Fortsätze bilden. Auf der andern Seite theilt sich der Strang des Trochlearis auf der Mitte seines Verlaufs gabelförmig, beide Äste nehmen die Richtung auf den Obliquus superior, passiren getrennt die bindegewebigen Vorläufer der späteren knorpligen Orbitalwand, von einer Ansammlung von Ganglienleistenzellen in der Nachbarschaft oder im Verlauf des Trochlearis ist aber weiter keine Rede — vielleicht ist, was in früheren Stadien derart bestand, bereits histolytisch beseitigt.

Wesentlich verschiedene Verhältnisse weist Embryo XXI 452, gleichfalls von 17,5 mm Länge, auf. Ich fange die Beschreibung wiederum vom Chiasma an; von dort bis zur Hälfte des ganzen Verlaufs des Trochlearis treten keine Abweichungen auf. Dann aber trifft man in der Nachbarschaft einen kugligen Klumpen, wie schon bei vielen früheren Stadien, den man als dem 1. Trochlearis-Neuromer zugehörig ansehen könnte, sieht aber, wie aus dem Centrum dieses Klumpens eine Anzahl gelb gefärbter Fasern durch einen seitlichen Ausläufer in den Lauf des Trochlearis übergehen. Ob sie sich innerhalb desselben selbständig fortsetzen, ist nicht sicher festzustellen, erscheint auch wenig wahrscheinlich, weil der Strang des Trochlearis unterhalb dieser Einmündung nicht stärker wird, als er oberhalb war. Von dem Klumpen geht kein andrer Fortsatz aus. Der Trochlearis verläuft in der normalen Richtung nach unten und außen, durchsetzt das sich verdichtende Bindegewebe der späteren Orbitalwand, tritt in die Nähe des Obliquus superior, wo er breiter und umfangreicher erscheint als auf seinem mittleren Lauf, und verästelt sich an der Innen- und Unterseite des Muskels in mannigfacher Weise. Vor dem G. Gasseri trifft man aber wiederum auf den uns wohlbekannten Klumpen der Trigeminusplatte, welcher dem 2. Trochlearis-Neuromer zugerechnet werden kann und seriatim homolog mit G. Facialis und Gasseri gelegen ist, und der ursprünglich von der Commissur der beiden G. Gasseri und mesocephalicum auszugehen pflegt. Aber die

Commissur ist bei diesem Embryo schon auf ein Minimum reducirt, und der Strang hat keine Verbindung mehr mit ihr; wohl aber schwillt er in geringer Entfernung vom G. Gasseri zu diesem Klümpchen an, welches in seinem Innern den Ansatz einer deutlichen Faserbildung aufweist. Aber nach keiner Richtung verbinden sich diese Fasern mit irgend einem Theil des Trochlearis; wahrscheinlich würde das ganze Gebilde bald zu Grunde gegangen sein, hätte der Embryo sich weiter entwickeln können.

Auf der andern Seite bietet dieser Embryo das folgende Bild (Taf. 12 Fig. 5). Der Trochlearis steigt als ein bereits kräftiger, mehrfasriger Strang mit anliegenden Kernen vom Chiasma seitlich herab und trifft auf der Höhe einer zwischen Mittelhirn und dem 2. Trochlearis-Neuromer gezogenen Sehne auf einen Ganglienleisten-Klumpen, in welchen seine Fasern eindringen. Dies Eindringen ist aber, wie es wenigstens scheint, kein einfaches Hindurchpassiren, vielmehr treten fasrige Plasmabildungen von verschiedenen Seiten des Klumpens nach oben, d. h. dorsalwärts, und auch einige Schnitte weiter ventralwärts, aus dem Klumpen an den Strang des Trochlearis heran (Taf. 17 Fig. 5—8), mischen sich also in den Strang ein. Freilich ist es sehr schwer zu sagen, wie weit diese fasrigen Theile des Klumpens im Trochlearis sich fortsetzen. Nur das kann man mit Bestimmtheit sagen, dass radiäre Streifungen gelb gefärbten Plasmas den Klumpen durchziehen und sich dem Trochlearis beimischen, und dass der Strang des Trochlearis beim Eintritt in den Klumpen und bei seinem Austritt voluminöser erscheint, als er etwas oberhalb des Eintritts erschien. Der Klumpen ist birnförmig zugespitzt an seinem unteren Ende, durch welches die Fasern wieder austreten. Dort, am Austritt, ist der Trochlearis von einem dichten Zellmantel umgeben und begibt sich nach kurzem Verlauf in einen zweiten Klumpen. Hier theilen sich die Fasern wiederum, ein Theil geht bis in das Innere des Klumpens hinein, nach verschiedenen Richtungen auseinander laufend — dies ist der bei weitem größere Theil der Fasern. Der andre, kleinere, setzt den eigentlichen Trochlearisstrang fort, zeigt aber beträchtlich geringeres Volum als der Strang, welcher die beiden Klumpen verbindet; aus dem zweiten Klumpen aber geht kein austretender Strang hervor, die in ihn einlaufenden Fasern bleiben darin.

Dieser Thatbestand macht es fast unausweichlich, daran zu glauben, dass faserartige Bildungen aus den Klumpen sich den eigentlichen Fasern des aus dem Chiasma kommenden Trochlearis

beimischen. Wir werden weiter unten und auch nach weiteren thatsächlichen Darstellungen zu erörtern haben, welcher Art diese autochthonen Fasern der Klumpen sein könnten.

Ein unzweideutiges Bild von wirklicher Faserbildung im Innern der Trigeminusplatte-Klumpen gewährt weiterhin der Embryo XXII 784, von 18 mm Länge. Wer dies Bild gesehen hat, wird keinen Zweifel daran festhalten, dass factisch Fasern aus diesen Klumpen hervorgehen und sich dem Trochlearis beimischen — ja nach dem vorliegenden Embryo könnte man den Trochlearis als einen aus solchen Klumpen hervorgehenden Faserstrang auffassen, dem sich allenfalls noch Fasern andrer Provenienz beimischten. Ich halte es desshalb auch für richtig, die Beschreibung des Thatbestandes zu verändern und von dem Klumpen anzufangen.

Man findet denselben auf 787 I 1—7 (Taf. 12 Fig. 6). Er nimmt eine seitliche Lage vor dem 2. Trochlearis-Neuromer ein, ist birnförmig länglich gestaltet, mit der Längsachse senkrecht auf dies Neuromer gerichtet. Sein abgerundeter Pol, von dem keine Faser ausgeht, ist dem Neuromer zugewendet, sein ausgezogener anderer Pol setzt sich in einen langen Strang fort, welcher direct auf den Lauf des proximalen Trochlearis gerichtet ist und sich in denselben fortsetzt, als wäre der proximale Trochlearis die directe Fortsetzung der aus dem Innern dieses Klumpens hervortretenden Fasern, die sich in gerader Richtung zum Chiasma begäben. Ein Zellmantel umgibt diesen aus dem Klumpen hervorgehenden Faserstrang. An seinem Austritt aus dem Klumpen zeigt sich ein kleiner Faserstrang, auch von Kernen umgeben, und richtet sich, im rechten Winkel abgehend, ventralwärts, um mit dem wirklichen, ventralwärts gehenden Trochlearis eine Schlinge zu bilden. Der aus dem Klumpen hervorgehende Hauptstrang aber, also der in seiner Fortsetzung laufende proximale Trochlearis zeigt den etwas weiter dorsal abgehenden wirklich ventral absteigenden Trochlearis, in den die eben erwähnte Schlinge einmündet.

Dies Bild lässt kaum eine andre Deutung zu, als die, dass selbständige Fasern aus dem Klumpen sowohl centralwärts in den proximalen Theil des Trochlearis wie peripheriewärts durch den die Schlinge bildenden Strang mit dem absteigenden Trochlearis peripheriewärts laufen. Wollte man umgekehrt meinen, ein Zweig des Trochlearis dringe in den Klumpen ein, so bliebe völlig unverständlich, was ein motorischer Nerv in diesem ganglienartigen Rest der Trigeminusplatte zu suchen habe; wollte man annehmen, dass

diese eindringenden Fasern eben durch den die Schlinge bildenden Zweig auch wieder austräten, so wäre erstlich dies kaum verständlich, zweitens aber blieben die Fasern unerklärt, welche den Klumpen selbst durchziehen noch weit über den Abgang des die Schlinge bildenden Zweiges. Wie die Dinge liegen, bleibt wohl nur die einzige Deutung übrig, dass autochthone Faserbildung des Klumpens sowohl centripetal wie centrifugal stattfindet und den letzten Rest sensibler, für die Trochlearisbahn bestimmter Fasern darstellt, die indess nicht mehr zur vollen Ausbildung gelangen. Nach der Verbindung auf dem die Schlinge bildenden Zweige verläuft der Trochlearis weiter ventralwärts bis er in das dichte Gewebe der beginnenden Orbitalwand geräth, von wo ich ihn leider nicht mehr durch das dichte Gewirr der Bindegewebszellen bis zum Obliquus superior verfolgen kann.

Auf der andern Seite findet sich das Folgende. Der Trochlearis nimmt wie gewöhnlich seinen Lauf ventralwärts; auf der Mitte desselben findet sich eine längliche Anschwellung, offenbar eine jener klumpenartigen Ansammlungen der Ganglienleistenzellen, die aber hier den Lauf der Hauptnerven auf längerer Strecke begleitet. Daneben resp. dahinter findet sich eine zweite Ansammlung, die wie die übrigen Klumpen kuglig ist und in der Mitte concentrische Lagerung ihrer Zellen zeigt, auch Faserbildung aufweist, die indess nur eine kurze Strecke weit geht und den eigentlichen Trochlearis nicht erreicht, so dass also der Klumpen und sein Ausläufer als Insel im Bindegewebe liegen. Peripheriewärts zieht der Trochlearis bis zur Ansammlung des Bindegewebes der Orbitalwandung, dort theilt er sich, wird aber nun so dünn, dass ich seine beiden Äste nicht weiter zu verfolgen im Stande bin.

Auch Embryo XXII 823 von 19 mm liefert wiederum ein für das Verständnis dieser Verhältnisse wichtiges Paradigma. Auf der einen Seite (Taf. 13 Fig. 10) treffen wir den Strang des Trochlearis, wie er vom Hinterhirn seitlich im Bindegewebe hinabzieht und nach einigen wellenförmigen Krümmungen in eine längliche Anschwellung von Ganglienleistenzellen übergeht, deren Centrum seine Fasern durchziehen. Es macht den Eindruck, als ob die Zahl der Fasern in der Nähe dieser Ganglienleistenreste zugenommen habe — indessen lässt es sich nicht genau feststellen; nur scheint es sicher, dass nach dem Durchtritt durch die länglich-eiförmige Anschwellung dem Strang des Trochlearis grau-bläulich gefärbte, kernhaltige Fasern beigemischt sind. So steigt der Trochlearis weiter abwärts, vorbei an einem ziemlich nah hinter ihm gelegenen sehr beträchtlichen,

birnförmigen Klumpen von Ganglienleistenzellen, der den Eindruck eines typischen Spinalganglions macht, freilich ohne centripetalen Wurzelausläufer. Statt ihrer findet sich ein seitlicher Zusammenhang des Klumpens mit dem Trochlearisstrange, in Gestalt eines Auswuchses, durch den auch allem Anscheine nach ein Faserbündel den Letzteren mit den Ersteren verbindet; ich sage ausdrücklich »allem Anscheine nach«, denn es ist mit Sicherheit nicht zu beobachten. Was dagegen mit Sicherheit festgestellt werden kann, ist die Thatsache, dass aus dem birnförmigen, ganglion-artigen Klumpen ein starker, fibrillenführender Strang hervortritt, der ein Stück weit parallel mit dem Trochlearis zieht, dann einen faser- und fibrillenhaltigen Verbindungszweig von Letzterem erhält, welcher schräg von oben nach unten gerichtet, in ihn hineinläuft. Dieser Strang läuft distalwärts immer parallel vom Trochlearis, tritt durch die Orbitalwandung hindurch und inserirt sich von hinten her dem Obliquus superior. Zugleich ergibt sich, dass er an Umfang dem andern Zweige des Trochlearis auf seinem distalen Laufe beträchtlich überlegen ist, so dass letzterer als der kleinere Zweig angesehen werden müsste, sobald festgestellt wäre, dass dieser stärkere, aus dem birnförmigen Ganglion hervorgehende Strang wirklich ein Zweig des Trochlearis ist. Dazu aber stempelt ihn ohne Zweifel der Umstand, dass er von hinten her in den Obliquus superior eindringt. Entweder also empfängt dieser Strang seine motorischen Fasern durch den oben beschriebenen Verbindungszweig, oder aber, was das Wahrscheinlichere ist, durch den seitlichen Auswuchs des birnförmigen Klumpens, der sich dem Trochlearis anlegt. Dass aber solche durchtretende Fasern nicht die einzigen Fasern sind, welche in dem stärkeren Zweige des Trochlearis distalwärts ziehen, lehrt wiederum der Augenschein, denn deutliche Fasern aus dem Centrum des birnförmigen Ganglion ziehen gleichfalls abwärts und mischen sich dem Strange bei. Wie weit sie darin vordringen, und ob nicht auch centripetale Fasern des birnförmigen Ganglion in den proximalen Trochlearis eindringen — das lässt sich nicht genau feststellen.

An weiter lateralwärts liegenden Schnitten trifft man dann noch auf einen länglichen Strang von Zellen, welcher wahrscheinlich als letzter Überrest des auf der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum in jüngeren Stadien fast regelmäßig angetroffenen *stabförmigen* Stranges anzusehen ist, hier aber nur als längliche *Insel* inmitten des Mesenchyms liegt.

Auf der andern Seite findet sich an dem oberen Laufe des Trochlearis, am Beginn des zweiten Drittels seines Gesammtverlaufs eine kleine Anschwellung, von welcher eine Verästelung der Fasern dorso-frontalwärts ausgeht. Die Zweige dieser Verästelung (Taf. 13 Fig. 11) verlaufen sich aber im Bindegewebe. Bald darauf, etwa auf der Mitte des Trochlearis, durchzieht er zwei aufeinander folgende, längliche Anschwellungen, von deren oberer wiederum eine Verästelung ausgeht, deren oberer Zweig blind im Bindegewebe endet, deren unterer aber vollständig bis an den Obliquus superior gelangt, freilich nicht ohne auf diesem Wege noch weitere Complicationen zu erfahren. Zunächst empfängt er von der unteren der eben erwähnten länglichen Anschwellungen einen Communicationszweig, dann aber gibt er selber nach kurzem weiteren Verlauf einen dünnen Zweig nach innen ab, welcher sogar — worauf mich Dr. GAST zuerst aufmerksam machte — auffallender Weise mit dem Oculomotorius sich zu verbinden scheint, und schließlich, dicht vor dem Obliquus superior, entsendet er einen stark gekrümmten Ast, welcher noch weiter frontalwärts selbständig in den Obliquus superior einläuft.

Auch Embryo XXI 516 von 20 mm Länge bietet einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Ich fange die Beschreibung wieder vom proximalen, dem Hinterhirn angelagerten Stück des Trochlearis an, welches in der typischen Weise verläuft, aber durch einige von ihm abgehende dünne, verschieden lange Kettenfasern, die im Bindegewebe verlaufen und endigen, bemerkenswerth wird. Auf der Mitte seines absteigenden Laufes geht wiederum ein caudalwärts gerichteter kleiner Zweig vom Trochlearis ab, und an derselben Stelle zeigt sich eine kleine, aber unbedeutende Anschwellung, die nach der andern, frontalen Seite einen Fortsatz treibt, der sich zu dem vorderen Zweig entwickelt, in gewisser Entfernung von dem Stamm bis zum Obliquus superior verläuft und erst dort mit dem Hauptstamme, dicht unter dem Muskel, wieder zusammentrifft. Auf derselben Höhe aber, wo dieser dünne Zweig vom Stamme des Trochlearis abgeht, findet sich, in gewisser Entfernung, caudalwärts der Rest jenes mit dem G. Gasseri und facialis seriatim zu parallelisirenden größeren Zellklumpens, dessen histolytische Beschaffenheit darauf deutet, er sei im Begriff sich völlig aufzulösen und zu verschwinden. Ein kurzer, gleichfalls in Histolyse begriffener Strang geht ventralwärts von ihm aus, hört aber nach wenigen Schnitten auf.

Auf der andern Seite liegen die Verhältnisse anders. Zunächst

betone ich nochmals, dass von dem dorsalen Stück des Trochlearis, in der Nähe des Hinterhirns, ein dünner, aber langer Zweig in ziemlich paralleler Richtung ventralwärts verläuft, aber mitten im Bindegewebe aufhört, während der stärkere Stamm etwas quer nach außen gerichtet sich fortsetzt, bis er auf der Hälfte seines Gesammtverlaufs einen zweiten dünnen Ast auf der Frontalseite absendet, welcher durch viele Schnitte, aller Wahrscheinlichkeit nach, bis zum Obliquus superior seinen gewundenen Lauf fortsetzt. Von dem Stamm des Trochlearis geht aber dicht hinter dem Abgang dieses dünnen Astes ein andrer, etwas stärkerer, nach der andern Seite in fast rechtem Winkel ab und bildet eine deutliche Faserverbindung mit dem hinter dem Trochlearis in einiger Entfernung liegenden, dem G. facialis und Gasseri seriatim homologen länglichen Zellklumpen, den diese Fasern der ganzen Länge nach durchsetzen und sich zu einem dritten selbständigen Nerven gestalten, der jedenfalls in den Obliquus superior einmündet — so zwar, dass zwei Stränge, der eigentliche Trochlearis, und der etwas stärkere, aus dem Zellklumpen stammende sich dicht am Muskel verbinden und gemeinschaftlich in ihn eintreten, — ob auch der dritte Zweig sich betheiligt, konnte ich nicht genau feststellen.

Gleichfalls 20 mm misst der Embryo XXII 860. An demselben hat man wieder Gelegenheit, das fundamentale Factum zu constatiren, dass der seriatim den G. facialis und Gasseri zu homologisirende Klumpen der Trigeminusplatte, ohne nachweisbaren Zusammenhang mit den Fasern des Trochlearis, doch Fasern bildet, welche aus seinem Mittelpunkt eine Strecke weit distalwärts ziehen, dann aber im Mesenchym ein Ende nehmen. Die Situation ist die folgende. Der proximale, bereits mit einer Anzahl deutlichster Fasern ausgestattete Trochlearis zieht, von vielen Zellen und Kernen mantelartig umgeben, seitlich abwärts durch das von vielen eben sich formenden Blutgefäßen durchzogene Mesenchym (863 II 1—7). Auf der zweiten Reihe des Objectträgers 862, also lateralwärts, liegt an der typischen Stelle der betr. Klumpen, oben etwas abgeplattet und mit einem doppelreihigen schmalen, ziemlich langen Fortsatz, welcher von dem oberen vorderen Winkel des Klumpens in mehrfach gebogenem Laufe zu dem Trochlearisstrang hinüberzieht, diesen aber nicht zu erreichen scheint. Es existirt zwar auf 863 I 2 eine jener kegelförmigen, aus mehreren Zellen des Kernmantels des Trochlearis bestehende kleine Pyramide am hinteren

Rande des proximalen Trochlearis, die sogar in einen faserartigen, plasmatischen feinen Ausläufer sich fortsetzt: es könnte dieser pyramidenartige Aufsatz mit dem langen Fortsatz des Klumpens ursprünglich in Zusammenhang gestanden haben; wahrscheinlich ist das aber nicht. Die Frage ist darum wichtig, weil nur so ein Zusammenhang zwischen dem eigentlichen Trochlearis und seinen Fibrillen und dem Klumpen denkbar wäre. Wenn aber dieser Zusammenhang nicht bestanden hat — und, wie gesagt, das ist das Wahrscheinlichere — so bleibt keine Möglichkeit, die mit Sicherheit nachweisbaren, aus dem Inneren des Klumpens distalwärts ziehenden Fasern anders zu erklären, als durch Auswachsen im Inneren liegender Ganglienleistenzellen: — sie wären autochthone Fasern dieses rudimentären Ganglions. Die Existenz dieser autochthonen Fasern lässt sich auf 863 I 1—4 mit Leichtigkeit constatiren, ja man kann sogar sehr gut unterscheiden, dass die äußeren Rindenzellen des Klumpens das innere Faserbündel wie ein Mantel umgeben. Weit distalwärts dringen sie aber nicht vor — die ganze Bildung hört ziemlich abrupt auf 863 I 6 auf.

Auf der andern Seite lässt sich ein durchaus ähnlicher Thatbestand mit wohl noch größerer Sicherheit feststellen. Genau dieselbe topographische Lagerung des Klumpens, ziemlich dieselbe Größe, der deutlichste Gegensatz zwischen Rinden- und centralen Zellen, von welch letzteren ein beträchtlicher Faserstrang ausgeht, der auf weitere Entfernung im Mesenchym verfolgt werden kann und auf das Deutlichste nicht nur Kernmantel und Fasern, sondern auch Fibrillen unterscheiden lässt. Diesen Strang findet man auf 869 II 1—8; auf letzterem Schnitte hat er plötzlich ein Ende und wird nicht weiter aufgefunden. Der Unterschied von der Bildung auf der andern Seite besteht in dem Verbindungsstrang des Klumpens oder Ganglions zum eigentlichen Trochlearis: derselbe ist sehr viel voluminöser und zellenreicher und steht in deutlichstem Zusammenhang, sowohl mit der Rindenzellschicht des Klumpens selber, wie mit dem Zellmantel des Trochlearis. Aber eigentliche Fasern oder gar fibrillenführende Fasern in ihm zu unterscheiden, wollte mir nicht gelingen, obschon ein Zusammenhang der Fibrillen des eigentlichen Trochlearis mit den vorhin erwähnten Fibrillen des aus dem Klumpen distalwärts gerichteten rudimentären Stranges von vornherein wahrscheinlich war. Ob er dennoch besteht, mag dahingestellt bleiben — da aber jener Strang wiederum nicht bis an den Obliquus, ja nicht einmal bis zum

späteren Orbitalknorpel verfolgbar ist, so bleibt es durchaus zweifelhaft, ob die in ihm sich findenden Fibrillen mit denen des eigentlichen Trochlearis unmittelbar zusammenhängen. Letzterer ist sicher und leicht bis in die Nähe der Orbitalknorpel-Verdichtung zu verfolgen, dort spaltet er sich in die üblichen zwei Äste, welche gesondert durch dieselbe ziehen. Fände aber trotz der Nichtnachweisbarkeit dennoch ein Zusammenhang der Fibrillen dieses rudimentären Stranges mit denen des eigentlichen Trochlearis statt, so bliebe die Betheiligung der centralen Zellmasse des Klumpens an der Bildung des von ihm ausgehenden Stranges dennoch ein wesentliches Factum, und alle Componenten desselben außer den Fibrillen kämen auf Conto des Klumpens.

Für den definitiven Zustand des Trochlearis und seine Ableitung aus complicirten Vorstadien ist der Befund an Embryo XXI 759 von 21 mm sehr wichtig.

Der Strang des Trochlearis läuft auf beiden Seiten in gewohnter Weise vom Hinterhirn ventralwärts. Auf der einen Seite (XXII 776) schwillt er auf $^2/_3$ seiner Höhe zu einer kleinen dreieckig geformten Platte an, in welche von hinten her ein schmaler, von Zellen gebildeter Ast einläuft, die bereits in Auflösung begriffen sind. Sehr dünn setzt sich dieser Ast gleichfalls ventralwärts fort und gelangt in einen länglichen Klumpen, welcher noch deutlichere Zeichen der völligen Zersetzung und Auflösung offenbart. Aus demselben geht augenwärts ein schmaler Strang hervor, welcher offenbar eine Nervenfaser herstellt und bis zur Orbital-Verdichtung verfolgt werden kann, dort aber entweder aufhört oder unsichtbar wird. Der eigentliche Strang des Trochlearis aber geht auf normaler Bahn weiter, spaltet sich auf der Mitte seines Verlaufs, und beide Äste ziehen auf getrennten Wegen durch die Orbital-Verdichtung zum Obliquus superior, in den sie getrennt, aber mit mancherlei Schlingenbildung einlaufen.

Dieser Befund deutet also sehr nachdrücklich darauf hin, dass auch bei diesem Embryo, wie bei früher beschriebenen ein größerer Klumpen hinter dem definitiven Trochlearis-Strang existirte, welcher dorsalwärts durch einen Ausläufer mit ihm verbunden war und ventralwärts einen eignen Nerven in die Obliquus superior-Gegend entsandte: bei dem vorliegenden Embryo sieht man diesen Zustand mitten im Process der Rückbildung. Und dass es sich so verhält, beweist noch um vieles deutlicher der Befund auf der andern Seite desselben Embryos. Denn hier trifft man von dem Klumpen

und seinen beiden Fasersträngen nur noch Bruchstücke an, welche als verkommende Zellhäufchen oder kurze Strangreste im Bindegewebe sich vorfinden, unter sich ohne Verbindung, jedenfalls ohne Verbindung mit dem Strang des Trochlearis und dem Obliquus superior. Auf der Commissur des G. Gasseri-mesocephalicum oder vielmehr, da diese Commissur durch Zusammenrücken der beiden Ganglien als separate Bildung verschwunden ist, auf dem Nervenstrang, der am Rücken des G. Gasseri entlang läuft, findet sich noch ein letzter Rest jenes stabförmigen Stranges, welcher ursprünglich zu jenem Klumpen führen sollte, der hier als eben zu Grunde gehend beschrieben ward.

Bei dem Embryo XXII 793 von 23 mm Länge findet sich noch auf der Mitte der Bahn des Trochlearis eine kleine Verbreiterung seines sonst sich gleichbleibenden Stranges, von welcher oder in welche ein von hinten kommender, wiederum die deutlichsten Zeichen der Auflösung zeigender kleiner Nebenstrang aus- oder einläuft; er kommt von einem völlig in Histolyse übergegangenen Klümpchen Zellen, das auch noch Spuren eines ventralwärts sich richtenden Ausläufers erkennen lässt; derselbe zeigt aber keine Faserbildung, nur noch lose an einander liegende Zellen.

Auf der andern Seite ist gleichfalls ein Rest jenes Klumpens, mit seiner Verbindung zum Trochlearis in vollster Auflösung begriffen, noch wahrzunehmen. Etwas weiter ventralwärts aber, immerhin noch auf der Mitte der gesammten Trochlearis-Bahn, findet man die Bifurcation seines Stranges und die Bildung eines hinteren, kleineren Astes, welcher weit von dem größeren getrennt bis zum beginnenden Orbitalknorpel geht und daselbst in nächster Nähe des Oculomotorius-Durchtritts auch seinerseits in eignem Canal den Durchtritt findet, dann aber, frontalwärts auf den Obliquus superior gerichtet, in die Faserbahn des beträchtlich weiter vor ihm den Knorpel durchsetzenden Trochlearis übergeht und mit ihm zusammen in den Muskel eintritt.

Ich erwähne nun noch zwei Embryonen: einen XXII 873 von 24 mm Länge, den andern XXI 683 von 25 mm. An beiden ist die Reduction fast bis zu Ende gegangen. Außer einigen Verästelungen und Schlingenbildungen auf der terminalen Partie des Trochlearis findet sich keine Spur einer weiteren Complication. Wer den Nerven in diesen Stadien untersucht, wird schwerlich auf den Gedanken kommen, dass er je mit einer so complicirten Bildungsgeschichte zu thun ge-

habt habe, deren weittragende Bedeutung weiter unten erörtert werden soll.

Zusammenfassung.

Auf die Verlagerung der einzelnen Abschnitte der Ganglienleiste des Vorderkopfes erlangen sowohl Hirn- und Kopfbeuge wie die Einsenkungen des Ectoderms zur Herstellung des Schleimcanal-Systems maßgebenden Einfluss, so dass ursprünglich hinter einander liegende Abschnitte der Ganglienleiste über und unter einander, ja sogar vor einander gelagert erscheinen. Dadurch geschieht es, dass der mittlere Theil der Trigeminusplatte dorsal hinaufgeschoben wird, während der hintere Theil und das vordere Stück, das Ganglion mesocephalium, dessen Zellen vom Mittelhirn herstammen, sich näher an einander schieben und durch eine Commissur verbunden bleiben, die sich immer mehr verkürzt. Durch diese Commissur ziehen die Fasern des G. mesocephalicum in das Trigeminus-Neuromer, so dass alle sensiblen Bahnen der vor dem Trigeminus-Neuromer gelegenen Abschnitte der Ganglienleiste durch die Vermittlung des Ganglion Gasseri zum Rautenhirn gelangen. Die mittleren Theile der Trigeminusplatte aber bleiben noch eine Zeitlang in Zusammenhang mit der das spätere G. Gasseri und G. mesocephalicum verbindenden Commissur und stellen den von Miss Platt so genannten primären Trochlearis dar (Ramus dorsalis Trigemini I von van Wijhe), welcher sich allmählich in einzelne ganglienartige Stücke theilt, die durch ihre Lagerung als seriale Homologa des G. Gasseri und des G. mesocephalicum angesehen werden können. Die ursprüngliche Verbindung mit der Commissur zwischen Ganglion Gasseri und mesocephalicum löst sich allmählich auf, so dass jene rudimentären Ganglien isolirt im Mesenchym liegen bleiben.

Die vor dem G. mesocephalicum gelegenen Theile der Ganglienleiste des Zwischenhirns werden gleichfalls durch die Bahn des G. mesocephalicum in den Bereich des G. Gasseri gerückt und bilden den sog. Ophthalmicus profundus; der selbständige Schleimcanalast des G. mesocephalicum geht aber frühzeitig zu Grunde, während die motorischen Fasern des Mittelhirns als Oculomotorius nach wie vor mit Zellen des G. mesocephalicum in Zusammenhang bleiben und Zeugnis für seine ursprüngliche Zugehörigkeit zum Mittelhirn ablegen — was näher in einer demnächst erscheinenden Arbeit des

Dr. GAST dargestellt werden wird. Ähnlich wie der Oculomotorius zum G. mesocephalicum erlangt nun der aus dem Chiasma des Isthmus austretende Trochlearis als motorischer Nerv Beziehungen zu den ganglιösen Resten des mittleren Abschnitts der Trigeminusplatte, d. h. zu den Resten des primären Trochlearis — die Darstellung dieser Beziehungen, ihres Entstehens und Vergehens ist der Inhalt des vorstehenden Abschnitts dieser Studie. Dabei kam es darauf an, festzustellen, dass die ganglιösen Reste des primären Trochlearis factisch Ganglienzellen und sensible Nervenfasern bilden, und dass solche Fasern sich dem centripetalen wie dem peripherischen Theile des definitiven Trochlearis wenigstens in den Anfangsstadien des embryonalen Lebens beimischen. Soweit die Beweiskraft der mit den bisherigen Methoden (Sublimat) conservirten Embryonen geht, ließ sich dies freilich nur äußerst wahrscheinlich, fast sicher machen: nach Niederschrift der Haupttheile dieser Arbeit angestellte, aber noch nicht abgeschlossene Untersuchungen mit neuen, auf differenzirende Färbung frühester Nervenfibrillen-Anlage gerichteten Methoden machen es sicher, dass solche Ganglienzellen mit den von ihnen ausgehenden Fasern sich in den ganglιösen Resten des primären Trochlearis anlegen und dem definitiven Trochlearis in beiderlei Richtung sich beimischen.

Die Ausführlichkeit der Casuistik der bei *T. marmorata* beobachteten Zustände motivirt sich durch die relative Seltenheit der Embryonen und durch den Umstand, dass nur *T. marmorata* eine so ausgeprägte Darstellung dieser Gebilde aufweist, die schon bei *T. ocellata* geringere Deutlichkeit besitzen und bei Squaliden durch ganz andre Verhältnisse verdrängt worden sind. Von besonderer Wichtigkeit in der angegebenen Richtung sind die Stadien von 16—20 mm Länge, in denen die Ausbildung der Ganglienzellen und ihrer Fasern erfolgt; spätere Stadien zeigen das Zugrundegehen derselben, von denen desshalb auch ältere Embryonen und die ausgewachsenen Thiere keine Spur mehr aufweisen.

2. *Torpedo ocellata.*

Bei der großen Ähnlichkeit, welche der Entwicklungsgang des Trochlearis bei beiden Arten von *Torpedo* hat, werde ich mich darauf beschränken, nur diejenigen Fälle hier ausführlicher zu beschreiben, welche für die Gesammt-Auffassung des Bildungsprocesses wichtig ercheinen.

Ein Embryo von 6 mm Länge, XXXVIII 22 (Taf. 13 Fig. 1 u. 2),

zeigt den Vordertheil der Trigeminus-Platte, den »primären Trochlearis« als eine ausgedehnte, mit dem hinteren Theil, aus dem das G. Gasseri hervorgehen wird, noch peripherisch und lateral continuirlich verbundene Gesammtplatte von Ganglienleistenzellen, die proximalwärts aber schon anfängt, sich in einen vorderen und hinteren, von einander unterschiedenen Theil zu sondern. Der hintere Theil unterscheidet sich durch größere Ansammlung von Zellen, der vordere bleibt lockerer, geht aber noch bis auf die Kuppe des späteren Hinterhirns und zeigt seinen concaven Vorderrand in Zusammenhang mit dem dem Mittelhirn zugehörigen Theil der gesammten Vorderkopf-Ganglienleistenplatte, aus dem das G. mesocephalicum hervorgeht. So erscheint die Trigeminusplatte, von der Seite gesehen, als eine an drei Ecken in die Länge ausgezogene gebogene Platte, deren vierte Ecke abgerundet ist und das spätere G. Gasseri bildet; die drei ausgezogenen Ecken sind 1) die spätere Wurzel des Trochlearis, 2) die Commissur zum G. mesocephalicum und 3) die Ausläufer der allmählich gewaltig anwachsenden gangliösen Kerne für die R. mandibularis und maxillaris, d. h. den eigentlichen Trigeminus. Dies alles ist identisch mit den bei *T. marmorata* gefundenen Verhältnissen.

Durch die zunehmende Hirn- und Kopfbeuge einerseits und durch die Reductionsprocesse andrerseits verändert sich indess die Gestalt der Trigeminusplatte, so dass bei einem Embryo von 7 mm Länge, XXXVIII 16, die Ecke derselben, welche nach oben geht und dem primären Trochlearis entspricht, sich in die Länge zieht und zugleich verschmälert, die abgerundete Ecke dagegen, welche das G. Gasseri bildet, an Masse fortdauernd zunimmt und sich in ganzer Breite in die peripherischen Theile fortsetzt, aus denen die oben genannten Nerven hervorgehen, während die vierte Ecke, welche zum G. mesocephalicum führt, sich mehr und mehr verkürzt. Die zwischen G. Gasseri und mesocephalicum bestehende Entfernung verringert sich, und die sie verbindende Ganglienleistenzellbrücke gestaltet sich zu einer Commissur um, welche durch Faserbildung bald den Eindruck macht, als sei auch sie von Hause nichts als ein peripherischer Ausläufer des G. Gasseri.

Bei einem Embryo von gleicher Länge XXXVIII 43 besteht der primäre Trochlearis noch ununterbrochen, und wer nicht verfolgt hat, wie er durch Reduction aus dem Basaltheil der ganzen Trigeminusplatte hervorgegangen ist, könnte in der That geneigt sein, ihn für einen aus dem G. Gasseri hervorwachsenden peripheren Ner-

ven, einen sog. Ramus dorsalis zu halten. Dass er indessen einen wesentlich andern morphologischen Werth besitzt, beweist seine weitere Entwicklung, wie wir schon bei *T. marmorata* zu sehen Gelegenheit hatten.

Ganz ähnlich verhält sich der auf Taf. 11 Fig. 12 abgebildete Embryo von 7 mm Länge, dessen Zeichnung nach einem Total-Präparat des Dr. GAST gemacht ist. Bemerkenswerth sind an demselben die beiden kleinen Klümpchen in der Nachbarschaft des Mittel- und Zwischenhirns.

Schon der nächste Embryo XXXIX 625 von 7,5 mm Länge zeigt, dass der bisher noch zusammenhängende Strang des primären Trochlearis in einzelne Stücke zerfällt, dabei aber zugleich eine Fortentwicklung erfährt, in dem diese einzelnen Stücke, wenn auch in unregelmäßiger Weise, an Volum zunehmen und aus sich Gruppen oder Klumpen von Ganglienleistenzellen gestalten, die wir schon bei *T. marmorata* kennen gelernt haben. So unregelmäßig nun aber auch dieses Zusammenballen von einzelnen Ganglienleisten-Zellgruppen erscheinen mag, man gewinnt doch bald den Eindruck, dass man es mit einem Vorgange zu thun hat, der nicht zufällig oder willkürlich geschieht. Im vorliegenden Embryo theilt sich der Strang in ein oberes, dem Dach des Hinterhirns anliegendes, und ein unteres, mit dem G. Gasseri noch vereinigtes Stück. Auf beiden Seiten dieser Unterbrechung zeigen sich in dem Strange stärkere Anschwellungen, fast als existirten mehrere Attractions-Centren in dem Strange, um welche sich seine Zellen sammelten, wenn sie ihren ursprünglichen Zusammenhang aufgeben.

Embryo XXXVIII 379 von 8 mm Länge bietet Gelegenheit, die auffallende, aber fast regelmäßige Erscheinung von Neuem zu constatiren, dass auf den zwei Seiten des Embryos fast immer Ungleichheit in der Ausbildung resp. Reduction der Trigeminusplatte gefunden wird. Auf der einen Seite sehen wir eine noch breite Platte zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum ausgespannt, welche mit ihrer Basis fast die ganze Lage der Commissur zwischen beiden Ganglien einnimmt, dann aber dorsalwärts sich pyramidenartig verschmälert und mit langem, gleichmäßig schmalem Strange bis weit über die Hälfte der Entfernung gegen die Spitze des Hinterhirns zu sich erstreckt. Darauf folgen ein paar Schnitte, in denen der Strang entweder unterbrochen oder so verdünnt ist, dass man die wenigen verbindenden Zellen — die natürlich noch keine Fasern gebildet haben! — von den sie umgebenden Mesenchymzellen nicht unterscheiden kann,

schließlich hört die Spur gänzlich auf, bis über der Mitte des Hinterhirns wieder einige Zellen gefunden werden, welche sich wohl als Reste der Trigeminusplatte in Anspruch nehmen lassen. Auf der andern Seite findet man zwar auch die breite Grundfläche auf der späteren Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, auch einen pyramidenartigen Aufbau, aber der aus ihm hervorgehende Strang fehlt durchaus; erst in der Nähe des Hinterhirns finden sich wieder Ansammlungen von Ganglienleistenzellen, die sich durch einige Schnitte fortsetzen und in unregelmäßiger Bildung bis über die Mitte des Hinterhirns angetroffen werden. Wir haben ähnliche Ungleichheiten bei *T. marmorata* kennen gelernt und werden sie noch häufig bei *T. ocellata* wiederfinden.

Embryo XXXVIII 52 von 9 mm Länge zeigt dagegen auf beiden Seiten ziemlich gleiche Verhältnisse d. h. je einen größeren Klumpen auf der Mitte zwischen der Commissur und der Hinterhirnkuppe und je einen kleineren, mit zerstreuteren Zellen neben dem Rautenhirn; auf der einen Seite sind diese Klumpen noch mit der Commissur durch einen Zellstrang verbunden, auf der andern nicht.

Embryo XXXVIII 63, 11 mm lang, zeigt eine schon bei andern Embryonen mitunter angedeutete Variante in deutlicher Gestalt (Taf. 13 Fig. 7). Sie betrifft den Zusammenhang des üblichen Stranges des primären Trochlearis mit der Commissur des G. Gasseri und mesocephalicum. Während derselbe meistens auf einer Stelle stattfindet, die in der Mitte zwischen beiden Ganglien gelegen ist, findet sie sich hier dicht an der G. Gasseriwurzel; wenigstens sieht man einen dünnen, bereits zur Faserentwicklung vorgedrungenen Strang vom Grunde der G. Gasseriwurzel gegen die Ganglienzellklumpen der Trigeminusplatte sich erstrecken. Auf der andern Seite desselben Embryos besteht die normale Verbindung.

Embryo XXXIX 647 von 12 mm Länge zeigt grade solche Eigenthümlichkeiten, wie sie zur Beurtheilung der eben erörterten Beziehungen passen. Man sieht auf der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum zwei kleine, spitz endigende Erhebungen (Taf. 13 Fig. 5 und 6), die man wohl mit Recht als die letzten Andeutungen eines Zellenzusammenhanges des primären Trochlearis mit den dauernden Bildungen des Trigeminuscomplexes ansehen darf. Beide sind aber weit entfernt von der Stelle, an welcher bei Embryo XXXVIII 63 der zur Faserbildung gelangte Strang sich mit der Commissur verbindet. Es ergibt sich daraus, dass entweder dieser Zusammenhang in seiner Localität wechselt, oder aber, dass er sich von Hause

aus auf breiter Strecke vorfand, von der nur hie und da eine, aber nicht immer genau dieselbe Verbindung sich länger erhielt.

Bei diesem selben Embryo finden wir auf das Deutlichste drei Klumpen von Zellresten der Trigeminusplatte, und zwar bereits in einer sehr charakteristischen Phase. Es beginnt nämlich an ihnen der Process der Scheidung eines centralen und eines peripherischen Theils, und zwar besonders ausgeprägt an dem mittleren der drei Klumpen, welcher sogar einen dorsal gerichteten Fortsatz bildet, gleichsam als sollte sich hier ein Zellstrang an die mehr oder weniger benachbarte Partie des Rautenhirns begeben. Auch der dem G. Gasseri zunächstliegende der drei Klumpen zeigt eine deutliche centrale Verdichtung bei gleichzeitigem Auseinanderfahren der äußeren Zellschichten.

Auf der andern Seite desselben Embryos (Taf. 13 Fig. 6) hat sich die differenzirende Tendenz nach einer andern Seite Bahn gebrochen. Es sind nur zwei von einander getrennte Klümpchen vorhanden, von denen der caudal gelegene aber größer als gewöhnlich ist und Zeichen von Verbindung zweier ursprünglich getrennter Bildungen aufweist. Von ihm gehen zwei Fortsätze nach der peripherischen Seite aus (Taf. 13 Fig. 6, *c* und *d*). Wenn wir uns an die verschiedenen ähnlichen Fälle von *T. marmorata* erinnern, so wird auch diese Variante nicht auffallen, — und weiter unten werden wir noch ausgeprägtere Fälle der Art von *T. ocellata* selbst kennen lernen.

Noch bestimmter zeigt Embryo XXXIII 112, gleichfalls 13 mm messend, den ehemaligen Zusammenhang des primären Trochlearis mit der nun schon eine feste Faserbrücke darbietenden Commissur der G. Gasseri und mesocephalicum. Auf beiden Seiten sieht man einen kleinen lockeren Zellkegel auf der Commissur in nächster Nähe des G. mesocephalicum, grade an der Stelle, wo die Commissur das G. Gasseri verlässt. Auf der einen Seite ist er schmal, auf der andern aber so breit, dass er fast wie ein gleichseitiges Dreieck der Commissur aufsitzt. Im Übrigen zeigen die Reste des primären Trochlearis die Anordnung der Zellen der Länge nach zur Faserbildung neben einer großen Anzahl histolytisch zerfallender Bildungen, und nur auf der Bahn des späteren definitiven Trochlearis sieht man einige Kettenfaserbildende Zellen mit langen protoplasmatischen Ausläufern sich aneinander schließen.

Der 14 mm lange Embryo XXXIX 649 zeigt geringe Überreste des primären Trochlearis. Von dem Verbindungsstrange mit der Com-

missur ist keine Spur mehr erhalten: auf der einen Seite sind nur spärliche Reste der Klumpen zu sehen, auf der andern liegt ein im Zugrundegehen begriffener Klumpen inmitten des Mesoderms, aber mehr im Innern des Körpers, als sonst. Dagegen sieht man den Anfang des Trochlearisstranges, einen deutlichen Beginn von Faserbildung auf der Strecke zwischen Kleinhirn und der sich allmählich verdichtenden Partie desjenigen mesodermatischen Mesenchyms, das den höchsten Punkt der späteren knorpligen Orbitalwandung bildet und normaler Weise den Stamm oder die Zweige des Trochlearis umwächst, welche sich zu dem Obliquus superior begeben. In der Nähe dieses Stranges liegen die Reste der sich auflösenden Klümpchen der Trigeminusplatte: unregelmäßig gelagerte Zellen mit dem Beginn von Kettenfaserbildung, welche sehr wohl zur Herstellung von Zweigen und Schlingen auf dem Wege des späteren Trochlearis sich auswachsen könnten. Ein Strang, den man seitlich wahrnimmt, scheint mit 2 oder 3 Fasern zusammenzuhängen, die neben und über dem Dach des Kleinhirns durch ihre Orangefärbung von dem Mesenchym unterscheidbar werden und getrennt von einander bis zu ihrem Austritt aus dem Hinterhirn verfolgt werden können; gelegentlich sieht man an ihnen durchschnittene Kerne, meist aber liegen sie nackt da. Peripherische Endausbreitung in Obliquus superior oder auch nur in seiner Nähe habe ich nicht auffinden können.

Bei einem andern Embryo XXXVIII 176, gleichfalls von etwa 14 mm (diese Maße sind nicht immer ganz genau!), finden sich auf dem Dach des Hinterhirns eine Anzahl von Ganglienleistenzellen, an denen aber keine bestimmt wahrnehmbare Spur einer Faserbildung zu unterscheiden ist. Unterhalb des Hinterhirns findet sich aber eine ausgedehnte Strecke von Ganglienleistenzellen, an denen deutliche Zeichen der Längsstreckung, gleichzeitig aber auch des histolytischen Zugrundegehens zu bemerken sind. Zusammenhängende Fasern dagegen, wie bei dem vorigen Embryo, sind nicht vorhanden. Reste des ursprünglichen Stranges sieht man noch oberhalb der Gasseri-Mesocephalicum-Commissur, aber ohne Verbindung mit derselben.

Embryo XXXVIII 306 von 15 mm lässt wiederum einen pyramidenartigen Fortsatz auf der Gasseri-Mesocephalicum-Commissur erkennen, grade an der Stelle, wo diese Commissur in das G. Gasseri einläuft. Von dem Strang, der sonst oberhalb des G. Gasseri die Trigeminusplatte mit der Commissur verbindet, ist dagegen nichts

mehr zu finden. Die mittlere Zellmasse hat sich tief unter das Kleinhirn in den Raum der Sattelkrümmung geschoben, die dorsalere aber bereitet die Faserbildung vor, von der aber noch keine bestimmten Spuren zu erkennen sind. Auf dem Dach des Kleinhirns sind besondere Zellgruppen der Ganglienleiste nicht zu unterscheiden.

Auf der andern Seite ist weder von dem Strange noch von einer pyramidenförmigen Erhebung auf der Commissur etwas übrig geblieben; dagegen ist der mittlere Klumpen für *T. ocellata* außergewöhnlich groß, fast so groß wie wir ihn oft bei *T. marmorata* fanden, und zeigt deutlich die Spuren innerer Differenzirung d. h. eines centraleren und eines peripherischen Zellbezirks, von denen letzterer einen dorsalen Ausläufer bildet, in dem aber eigentliche Faserbildung noch nicht begonnen hat. Dieser Fortsatz ist gegen den zweiten dorsaleren Klumpen gerichtet, welcher schon deutlichere Tendenz zur Faserbildung verräth und an der Stelle liegt, wo später die Fasern des Trochlearis sich finden würden. Auch auf dieser Seite sind weder an den Seiten noch auf dem Dache des Hinterhirns weitere Ganglienleistenzellen wahrnehmbar.

Embryo XXXIX 668 von 15 mm zeigt einen sehr bemerkenswerth gestalteten Ausläufer auf der Commissur grade zwischen G. Gasseri und mesocephalicum. Nicht strangförmig, noch weniger pyramidenartig, sondern hakenförmig gekrümmt verläuft derselbe, mit deutlicher Faserbildung im Innern, nach oben und vorn gegen den R. ophthalmicus superficialis major s. facialis zu, als wollte er einen entpsrechenden R. ophthalmicus minor bilden; aber dazu gelangt er nicht, sondern bricht nach kurzem Verlauf mitten im Mesoderm ab. Nach einigen weiteren proximalwärts geführten Schnitten treffen wir auf einen zweiten dorsal gerichteten Fortsatz, mit einer fast keulenförmigen Anschwellung dem G. Gasseri an seinem proximalen Ende aufsitzend, aber gleichfalls abrupt im Mesoderm endend; nur ein kurzer Stummel von früher wohl mit diesem Fortsatz zusammenhängender Zellen führt noch ein abgetrenntes Dasein etwas von dem keulenförmigen Ende des Fortsatzes entfernt. Dann treffen wir einen ovalen Klumpen mit anhängendem Strange, der auch den Beginn der Faserbildung zeigt, aber als Insel im Mesenchym gelegen ist und mit einem kleineren, dorsaler gelegenen Klümpchen nicht in Zusammenhang steht. Dieses wiederum liegt isolirt neben dem schon als N. trochlearis sich deutlich gestaltenden, langen und dünnen Strange, der sich central-

und peripheriewärts verfolgen lässt, dann aber centralwärts, wo er freilich nur im Querschnitt, als aus 1—3 Fasern bestehend gesehen werden kann, auf der Kuppe des Hinterhirns verschwindet, während er peripheriewärts in dem dichten Gewirr der Bindegewebszellen von mir nicht aufgefunden worden ist. Auf der andern Seite fehlen die Reste an der Commissur und fehlen auch fast ganz wahrnehmbare Ansammlungen der Ganglienleistenzellen.

Embryo XXXIX 678 von 16 mm Länge zeigt einen Fortsatz auf der Commissur dicht am Beginn des G. mesocephalicum, welches jetzt bereits dem G. Gasseri so nahe gerückt ist, dass man es fast als die vordere und obere Hälfte desselben ansehen kann. Dieser Fortsatz ist wieder wie bei dem vorigen Embryo hakenförmig gekrümmt, mit seiner abgestumpften Spitze gegen den Obliquus superior, der vor ihm verläuft, geneigt. Ein Ansatz zur Faserbildung ist in ihm zu bemerken. Auf der andern Seite sieht man nur einen ganz kleinen Stummel gleichfalls am Beginn des G. mesocephalicum, aber keine Spur von Krümmung nach vorwärts oder von Faserbildung. Andre Spuren der primären Trochlearis auf der Commissur oder den beiden Ganglien selbst sind nicht mehr erhalten. Dafür aber findet man auf beiden Seiten auf der Mitte der Strecke zwischen Hinterhirn und Trigeminus-Complex je einen länglichen Klumpen von Ganglienleistenzellen; auf beiden Seiten wächst derselbe dorsalwärts zu einem deutlichen Faserbündel aus, welches man auf der einen bis in den bereits bestehenden Trochlearisstrang verfolgen kann (Taf. 12 Fig. 9 *a*, *b*, *c*). Dies ist aber nicht die einzige Verbindung: auch von der Seite treibt der Klumpen frontalwärts einen zelligen Strang, der sich weiter ventralwärts mit dem hinteren Aste des nur in zwei Äste gespaltenen Trochlearis verbindet, so dass eine vollkommene Schlinge gebildet wird, deren Material zur Hälfte aus Elementen des mittleren Klumpens herstammt. Der Trochlearisstamm selbst geht peripheriewärts mit zwei dünnen Ästen weiter; einen derselben findet man inmitten des Bindegewebes der späteren Orbitalwand auf einigen Schnitten wieder — von dem andern konnte ich in dem dichten Zellgewirr nichts mehr sehen; ob und wie beide an den Obliquus superior gelangen, kann ich nicht sagen. Proximal- oder centralwärts kann man den Stamm des Trochlearis auf der eben behandelten Seite ohne weitere Zweigbildung bis zum Dach des Hinterhirns verfolgen, wo er anfänglich 3—4 Fasern stark erscheint, die mit vielen Kernen ausgestattet sind; aus dem Hinterhirn treten aber, so weit ich sehen kann, nur zwei von einander getrennte Fasern

aus. Jedenfalls ist der Nerv an seinem Austritt bedeutend geringer an Umfang, als auf seinem mittleren Verlaufe.

Auf der andern Seite ist dieses Verhältnis der geringeren Faserzahl des centralen Trochlearis gegenüber seiner mittleren Partie gleichfalls gut zu constatiren, aber Unterschiede gegenüber dem andern Antimer sind zahlreich vorhanden. Der mittlere Klumpen zeigt zwar auch einen deutlichen Ansatz zu dorsaler Faserbildung; derselbe ist aber abrupt unterbrochen und vereinigt sich nicht mit dem Stamm des Trochlearis (Taf. 12 Fig. 10*a*, *b*). Letzterer zeigt aber trotzdem eine sehr deutliche Schlinge von freilich geringerer Ausdehnung, als auf dem andern Antimer und außerdem noch mehrere, nur eine Faser starke Zweige, welche mitten im Bindegewebe eine kurze Strecke verlaufen und dann nicht weiter zu verfolgen sind, allem Anschein nach darin vielmehr aufhören; diese Zweige liegen in verschiedener Höhe und in verschiedenen Schnittebenen und bestehen aus 5—6 der Länge nach an einander und neben einander gereihten Zellen. Das peripherische Ende dieser Seite des Trochlearis ist gleichfalls nur hier und da im Bindegewebe der Orbitalwandung zu entdecken; wie er sich zum Obliquus superior verhält, vermochte ich nicht festzustellen.

Ein andrer, 16 mm messender Embryo XXXIII 153 zeigt auf der einen Seite keine Spur eines Fortsatzes in der Nähe des G. mesocephalicum, wohl aber einen sehr deutlichen am Grunde des G. Gasseri, da wo dessen Wurzelstränge anfangen; freilich bleibt er als spitz zulaufender Zapfen liegen und endet im Bindegewebe. Von dem mittleren und andern Klumpen und Klümpchen ist nur ein geringfügiger Rest mitten im Bindegewebe zu erkennen, ohne jede Spur von Fortsatzbildung. Der eigentliche Trochlearis geht als straff ausgespannter dünner Strang in so gerader Linie an ihm vorbei, als wäre sie ihm mit dem Lineal vorgezeichnet: etwas unterhalb der Höhe, auf welcher der Rest des Klümpchens liegt, spaltet er sich in zwei Äste, die ich aber — der Embryo ist mit Carmin gefärbt — nicht im Bindegewebe weiter auffinden konnte.

Auf der andern Seite existirt ein Klümpchen in der Nähe des G. Gasseri, — der Rest des Stranges auf der Commissur; aber seine Verbindung mit dem Ganglion ist nicht mehr erhalten. Der Trochlearis selbst geht gespannt in schnurgerader Richtung durch das Bindegewebe, in seiner Nähe finden sich letzte unbedeutende Reste des mittleren Klumpens und der oberen unregelmäßig gestalteten Ansammlung von Ganglienleistenzellen, die aber

keine Verbindung zum Trochlearis zeigen, der ohne Schlingenbildung verläuft.

Ein dritter, 16 mm messender Embryo (XXXVIII 192) (Taf. 13 Fig. 8) zeigt ganz andre Verhältnisse. Auf der einen Seite ist am Grunde des G. Gasseri ein Strang vorhanden, dessen ziemlich zahlreiche Zellen schon im Begriff sind, Faserbildung vorzunehmen. Der Strang dringt in das Bindegewebe beträchtlich vor, bricht dann aber plötzlich ab. Nicht weit von seinem Ende zeigt sich noch ein ganz kleines Klümpchen isolirter Zellen, die aber keinen Anschluss nach irgend einer Seite finden. Beträchtlich weiter dorsalwärts stoßen wir auf einen sehr umfangreichen Klumpen, in den sowohl der zum Hinterhirn gehende Stamm des Trochlearis dorsal eintritt, wie auch verschiedene Ansätze zu Fortsatzbildungen gemacht werden, die aber gleich im Bindegewebe enden, während ventralwärts der peripherische Stamm des Trochlearis aus dem Klumpen hervorwächst, leider aber nicht weit verfolgt werden kann, zumal da er tiefer als sonst in der Höhle der Sattelkrümmung gelegen ist.

Auf der andern Seite (Taf. 13 Fig. 9) findet man keinen Strang mehr auf dem G. Gasseri, wohl aber einen großen Klumpen mitten im Bindegewebe mit einem beträchtlichen, dorsalwärts sich erstreckenden Ausläufer, welcher bereits Kettenfaserbildung aufweist, aber nach einer gewissen Entfernung plötzlich ein Ende nimmt. Dabei ist aber sein Verlauf etwas frontalwärts gekrümmt, und nicht weit von ihm läuft der eigentliche Trochlearis und zeigt einen ganz unbedeutenden Vorsprung nach hinten, welcher, verlängerte er sich, grade auf jenen Fortsatz des oben erwähnten Klumpens treffen würde: Grund genug, zu vermuthen, dass beide früher in Zusammenhang standen. Auch ventralwärts geht aus dem Klumpen ein freilich ganz kurzer Ausläufer hervor, bleibt aber ohne Verbindung im Bindegewebe liegen. Der Trochlearis selbst läuft vor diesem Klumpen in ziemlich gerader Linie, zeigt eine kleine Anschwellung mitten auf seinem Laufe, etwas dorsaler gelegen als jener Klumpen, und spaltet sich dicht hinter demselben in zwei Äste, dessen vorderen ich nicht auffinden, dessen hinteren ich noch eine geraume Strecke im Bindegewebe verfolgen kann; über beider weiteres peripherisches Verhalten vermag ich nichts zu berichten.

Bei dem Embryo XXXIX 689 von 17 mm Länge treffen wir auf folgende bemerkenswerthe Verhältnisse, die sich am peripherischen Verlauf des Trochlearis zeigen (Taf. 12 Fig. 7). Der Stamm verläuft einfach und in ziemlich gerader Richtung vom Kleinhirn her

bis zur Mitte seiner Gesammtlänge; dort gabelt er sich in zwei Äste, deren vorderer etwas stärker erscheint. Beide Äste verlaufen eine ziemlich große Strecke gesondert, dann nähern sie sich einander, und plötzlich gewinnt erst der hintere eine beträchtlichere Breite, gleich darauf aber auch der vordere, dann spalten sich beide, ihre kleineren Zweige verbinden sich unter einander, es bildet sich sogar ein kleines Maschennetz, aus dem schmale Zweige frontalwärts von hinten und unten an den Bauch des Obliquus superior gelangen, wo sie erneut anschwellen und in dem Muskelbauch sich verzweigen. Von irgend welchen Klumpen oder sonstigen Ansammlungen von Ganglienleistenzellen ist keine Spur mehr erhalten.

Auf der andern Seite verläuft der Trochlearisstamm gleichfalls vom Hinterhirn ohne Unterbrechung bis zur Mitte seiner Gesammtbahn; dort spaltet er sich in zwei Äste, und man bemerkt in der Umgebung dieser Stelle noch einige Andeutungen zu Grunde gegangener Zellen (Taf. 12 Fig. 8). Die Äste laufen anfänglich etwas auseinander, danach nähern sie sich wieder und vereinigen sich in der Gegend des Orbital-Bindegewebes, um gleich darauf wieder auseinander zu weichen und getrennt auf den schon weit über den Augenball vorgerückten Obliquus superior von oben, innen und hinten vorzurücken. Dort aber treffen sie auf Fasern von, wie es scheint, andrer Provenienz oder aber verbinden sich mit Resten, die sich mit dem Obliquus superior vorgeschoben haben und vielleicht von der Trigeminusplatte herstammen, als dieselbe noch intact war. Es finden sich nämlich auch auf dem Grunde des G. mesocephalicum zwei Fortsätze (Fig. 8*a* u. *b*) nach Art der früher schon beschriebenen; diese aber scheinen hier eine etwas weitere Entwicklung genommen zu haben, wie wir sie später bei den Squaliden bei der Entwicklung des R. ophthalmicus minor wiederfinden werden; es ist nicht unwahrscheinlich, dass mit diesem Fortsatz auch die maschenförmige Verbindung der Trochlearis-Zweige irgend etwas zu thun hat und einen Rest des Ophthalmicus minor darstellt, den wir sonst bei Torpedo in der Regel nicht mehr finden.

Während ein andrer Embryo von 17 mm (XXXIII 170) auf beiden Seiten den normalen, aus den verschiedenen complicirteren Vorstadien resultirenden Zustand eines Trochlearis-Stammes aufweist, der bis zur Hälfte seiner Bahn vom Chiasma aus als einfacher Strang verläuft, sich dann in zwei Äste spaltet, welche getrennt bis an den Obliquus superior verlaufen, aber nirgends mehr Reste der bestanden habenden Elemente der Hinterhirnplatte zeigt, finden sich bei einem andern

Embryo von 17,5 mm Länge folgende, sehr wesentliche Varianten. Ich beschreibe sie eingehend von jeder Seite vom Chiasma ausgehend.

Embryo XI 735 von 17,5 mm Länge zeigt ein normales Chiasma und davon ausgehend einen einfachen Trochlearis-Stamm, der aber schon auf seinem oberen seitlichen Abschnitt eine caudalwärts liegende ausgedehnte Schlinge besitzt, die vor der Mitte des Verlaufsgebietes wieder in den Stamm zurückläuft (Taf. 12 Fig. 1). Nach einer weiteren kurzen Strecke spaltet sich der Trochlearis in bekannter Weise in einen stärkeren vorderen und einen schwächeren hinteren Ast. Auf gleicher Höhe und Sagittalebene erkennt man einen caudalwärts verlaufenden schmalen Strang, welcher dorsalwärts im Bindegewebe endet, ventralwärts aber allmählich anschwillt und in einen an Umfang Schnitt für Schnitt zunehmenden Klumpen führt, der etwas oberhalb und zugleich frontalwärts von der Wurzel des G. Gasseri gelegen ist; sein Längsdurchmesser liegt senkrecht auf der Sagittalebene, er verschmälert sich allmählich und läuft in einen dicken Strang aus, der sich oberhalb der Mittelebene der jetzt fast verschmolzenen G. Gasseri und mesocephalicum in zwei Zweige theilt, welche noch auf ein Paar Schnitten divergirend verfolgt werden können, dann aber etwas vor dem Strange des R. ophthalmicus superficialis major inmitten des Bindegewebes verschwinden, d. h. nicht weiter auffindbar sind. Der eigentliche Trochlearis aber, der sich, wie erwähnt, in zwei Äste spaltete, zeigt an dem vorderen Aste eine kleine Anschwellung, danach laufen beide Äste in gewisser Entfernung von einander, treten sogar einmal durch eine quer ausgespannte Faser in Verbindung; gehen aber dann frontalwärts bis an den Obliquus superior, wo sie in einer nicht controllirbaren Weise endigen. Ob sie dabei mit den Endzweigen des vorherbeschriebenen Stranges, der aus dem großen Klumpen stammt, sich verbinden, konnte ich nicht feststellen — es ist aber nicht unwahrscheinlich, da jedenfalls der vordere dieser Endzweige sich direct gegen den nicht weit davon beginnenden Muskelbauch des Obliquus superior wendet.

Auf der andern Seite verläuft der Stamm des Trochlearis in gleich normaler Weise bis auf die Seite des Hinterhirns. Aber während die Sagittalschnitte ihn noch im Querschnitt auf dem dorsalen Theil desselben treffen, erkennt man schon innerhalb des Bindegewebes auf der unteren concaven Seite des Rautenhirns nicht weit von den hinteren Wurzelfasern des Oculomotorius einen blind endigenden,

mit allerhand Zeichen der Histolyse ausgestatteten nervösen Strang, der zu einem Zellklumpen anschwillt (Taf. 12 Fig. 2), aus welchem nach der entgegengesetzten Seite wiederum ein faseriger Strang hervorgeht, der sich dem nun auf lateralem Laufe abwärts sich erstreckenden Trochlearis einfügt, ohne ihn sichtlich zu verstärken. Hinter und unter diesem Zellklumpen finden sich noch zwei weitere Zellansammlungen, deren obere ohne irgend welche Faserbildung als Insel im Bindegewebe liegt, deren untere aber, sich allmählich verschmälernd, in einen Faserstrang ausläuft, der in gewisser Entfernung von dem auf dieser Seite nicht gegabelten Trochlearis verläuft, dann aber im Bindegewebe verschwindet, während der Trochlearis noch weiter bis in die Nähe des Obliquus superior zu verfolgen ist.

Bis zu dieser Größe der Embryonen habe ich die Untersuchung des Thatbestandes bei *T. ocellata* geführt, habe dann die Embryonen von 18, 22 und 28 mm Mayer 191, 192 und 201—203 (Taf. 12 Fig. 4) untersucht und bei den beiden ersteren noch Ganglienklumpen mit irregulären Ausstrahlungen von Faseransätzen gefunden, während der eigentliche Trochlearisstrang, sich gablig theilend, durch den Orbitalknorpel hindurch als starker Nerv zum Obliquus superior zieht. Bei dem größten Embryo, von 28 mm Länge und sehr beträchtlichem Fortschritt der Organisation, Mayer 224 und 225, sowie 248, habe ich keine Spur sporadischer Ganglien und Fasern mehr, dagegen einen beträchtlich an Dicke herangewachsenen, wiederum gablig den Orbitalknorpel durchsetzenden Trochlearisstamm gefunden. Weiter habe ich die Untersuchung nicht ausgedehnt; ob noch spätere Reste der Ganglien und ihrer Ausläufer vorkommen, lasse ich einstweilen dahingestellt; unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich ist es nicht, aber die Deutung der Befunde würde ein solches Vorkommen nur dann beeinflussen, wenn die bisherigen Angaben nicht hinreichen sollten, die Natur dieser Ansammlungen von Ganglienleistenzellen als Reste wirklicher, ursprünglicher typischer, aber im Erlöschen begriffener Ganglien wahrscheinlich zu machen.

Zusammenfassung.

In allem Wesentlichen schließt sich der Befund bei Embryonen von *T. ocellata* an den von *T. marmorata* an, unterscheidet sich aber durch ein weniger häufiges Vorhandensein größerer, concentrirterer

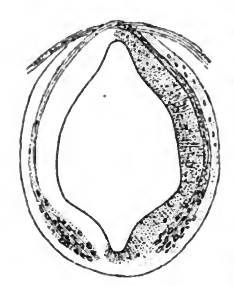
Ganglienreste bei gleichzeitiger Bildung einer bedeutenderen Zahl nach den verschiedensten Richtungen laufender Kettenfasern, die wir nachher als wesentlichsten Charakter der Trochlearisbildung bei Squaliden antreffen werden. Diese Kettenfasern sind zweifellos Producte des primären Trochlearis, wodurch sie sich von denen der Squaliden unterscheiden: bei letzteren entstammen sie sämmtlich dem Ophthalmicus minor. Ob sie Fibrillen bilden oder nur Scheiden-Elemente an die aus dem Chiasma hervorwachsenden Trochlearis-fasern bringen, soll hier nicht erörtert werden. Jedenfalls legt ihr Vorhandensein Zeugnis dafür ab, dass sich die Bildung des definitiven Trochlearis nicht in der einfachen Weise vollzieht, wie es bisher angenommen ward, sondern dass embryonale Complicationen bestehen, die auf früher bestanden habende Zustände deuten, deren phylogenetische Tragweite nicht verkannt werden darf.

3. Über die Chiasmabildung bei Torpedo-Embryonen.

FÜRBRINGER (Morph. Jahrb. 30. Bd. 1902 pag. 85 ff.) hat sich der Aufgabe unterzogen, die verschiedenen Auffassungen und Darlegungen zusammenzustellen, welche in der Literatur über das Trochlearis-Chiasma bisher zu Tage getreten sind. Da aber durch E. KALLIUS in den Ergebnissen d. Anat. u. Entw.-Geschichte Bd. 9 pag. 352 ff. die FÜRBRINGERsche Darstellung dieser Debatte eine hinreichende Reproduction gefunden hat, so kann ich mich darauf beschränken, hier nur einige wesentliche Punkte noch einmal zur Sprache zu bringen.

Seines noch heute in den weitesten Kreisen der Nerven- und Gehirnforschung geltenden Standpunktes halber beginne ich mit der Auffassung von W. HIS, welche in dem grundlegenden Aufsatze »Zur Geschichte des Gehirnes sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo« (Abh. d. Math.-Physik. Classe d. kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 14. Band pag. 365 ff.) niedergelegt ist. HIS sagt vom Trochlearis: »Seine Wurzel lässt sich vom Orte des Austritts aus durch die dicht hinter dem Mittelhirn liegende Kreuzungsstelle hindurch als scharf umgrenztes Bündel in die Seitenwand des Rohres hineinverfolgen, und ihre Fasern kommen aus einem Kern hervor, welcher der centralen Hälfte angehört, der somit als ein Vorderhirnkern aufzufassen ist.« Auf derselben Seite weiter unten heißt es: »Sämmtliche Fasern motorischer Gehirnnerven entspringen als Achsencylinderfortsätze aus Man-

telschichtzellen der Grundplatte des Gehirns.« Nebenbei wiederhole ich die Textfigur, die His gibt.



(His l. c. pag. 365 Fig. 25.)

His lässt also den Trochlearis von Ursprungszellen in der Grundplatte auswachsen, in die Innenplatte dorsalwärts vordringen und dorsal austretend ihren Weg zum Obliquus superior einschlagen. Dabei kreuzen sich die Fasern, indem jede, ihre im dorsalen Theile des Isthmus eingeschlagene Wachsthumsrichtung fortsetzend, nothwendiger Weise in das andre Antimer gerathen und darin fortwachsend zum Obliquus superior der andern Seite gelangen muss. Hiermit ist die Anschauung ausgedrückt, welche wohl als in den weitesten Kreisen geltend erscheint.

Auf Grund ähnlicher Anschauungen behandelt Martin (Die erste Entwicklung der Kopfnerven bei der Katze. in: Östr. Monatsschrift f. Thierheilkunde Wien 15. Jahrg. Nr. 8 1890) das Problem des Chiasma, und da seine Darstellung von der Kreuzung dieser Fasern bislang die eingehendste war, so wird es sich lohnen, sie hier in ihren wesentlichen Theilen zu wiederholen, um festzustellen, wie weit sie zutrifft, event. wo ihre Fehler liegen.

Martin lässt (l. c. pag. 344) den Oculomotorius und Trochlearis bei Katzen-Embryonen von 7 mm Gesammtlänge gemeinschaftlichen Ursprung haben; ihm zufolge besitzen beide Nerven sowohl eine dorsale wie eine ventrale Wurzel. Die dorsale Wurzel ist noch im Zusammenhange mit dem eben geschlossenen »Gehirnbläschen«, als eine »einschichtige Zelllage in einer Breite von 6 Zellen«, die aber mit der Anlage des Ganglion Gasseri nicht mehr im Zusammenhange steht. Nach Martin soll diese Wurzel an einer Stelle des Gehirns liegen, die nach Mihalkovicz (Entw.-Gesch. d. Gehirns) Taf. I Fig. 5 bei *rth* zu suchen sei. Wenn das wirklich die Stelle ist, so hat Martin offenbar einen Theil der Zwischenhirn-Ganglienleiste, nicht aber der Hinterhirn-Ganglienleiste vor sich gehabt, und wenn er später dieser »Ganglien« noch öfter erwähnt, so handelt es sich entweder um Reste des N. thalamicus von Miss Platt (die ja auch bei Selachiern nicht selten sind), oder er hat in aufeinander folgenden Stadien verschiedene Producte der Ganglienleiste vor sich gehabt.

Merkwürdiger aber klingt, was bei der Beschreibung der »ventralen« Wurzel mitgetheilt wird, denn er lässt bei dem 3,25 mm Nackensteißlänge, aber 7,00 mm Gesammtlänge messenden Embryo eine ganze Reihe von Oculomotorius- und Trochlearis-Fasern »von Neuroblasten der ganzen Seitenwand der Gehirnbläschen« ausgehen. »Man sieht auch hier aufs deutlichste, dass die Fasern Ausläufer des Zellleibes der Neuroblasten bilden, sie lassen sich zwischen 4—10 der umliegenden Mesodermzellen hindurch verfolgen und sind auf dieser Stufe dicker als später.« Ob bei einem 7 mm messenden Katzen-Embryo schon Oculomotoriusfasern zu Stande gekommen sind, wage ich nicht zu entscheiden, da ich das Object nicht kenne; wenn aber Martin die vordersten dieser vermeintlichen Fasern ohne Weiteres zum Trochlearis rechnet und sie auf seinem schematischen Bilde von dorsal gelegenen Neuroblasten des andern Antimeres ausgehen lässt, so möchte ich diese ganze Darstellung in Quarantäne setzen, um so mehr, als Martin folgende Beschreibung von einem 4 mm Nackensteißlänge messenden Embryo gibt (l. c. pag. 347): »Dicht hinter der Grenze des Mittelhirnes und Zwischenhirnes findet sich die Anlage einer dorsalen und ventralen Wurzel. Die der dorsalen Wurzel besteht in einem, aus wenigen, sich aber deutlich von der Umgebung abhebenden Zellen zusammengesetzten Ganglion, an welchem ich keine Spur von Nervenfaserbildung erblicken kann, das dagegen auf der linken Seite noch deutlich erkennbar mit dem Epithel des Gehirnbläschens in Berührung steht; auch rechts liegt es demselben dicht an.« Dies scheint in der That eines der Hinterhirn-Ganglien zu sein, wie wir sie oben bei beiden Arten von *Torpedo* als Producte der Trigeminusplatte oft genug nachweisen konnten. Martin fährt dann aber fort: »die ventrale Wurzel liegt nur wenig tiefer als dieses Ganglion; ich kann sie in einer Dicke und Länge von ca. 100 μ verfolgen. Aufs sicherste lässt sich an ihr die Entwicklung von Nervenfasern aus den Neuroblasten des Gehirnbläschens nachweisen; aus den äußersten Epithelzellen sieht man aufs schärfste lange Fäden hervorgehen, welche vereinzelt sich zwischen den Mesodermzellen der Umgebung hindurchwinden, aber nicht senkrecht zur Achse der Gehirnoberfläche, sondern in sehr schiefer Richtung nach vorn gegen die Augenblase zu: sie halten also jetzt schon vollkommen ihre spätere Richtung ein. Manche dieser feinen Fäserchen lassen sich auf eine Länge von 7—8 der umliegenden Mesodermzellen verfolgen, ohne Zweifel gehen sie aber dem Auge unsichtbar noch weiter.«

Auf pag. 348 fährt MARTIN folgendermaßen fort: »Der Trochlearis hat sich vom Oculomotorius getrennt, sowohl sein Ganglion, als seine ventrale Wurzel. — Die Lage der dem Nerven Ursprung gebenden Neuroblasten ist eine völlig dorsale; sie entspricht der späteren Lage des Trochleariskernes. Während wir aber später einen gekreuzten Verlauf seiner Wurzelfasern haben, ist hier eine Kreuzung nur durch einige Fäserchen angedeutet, die Hauptmasse der Fäden nimmt ihren Anfang in Epithelzellen derselben Seite. Beim Oculomotorius konnte ich die Fasern von ihrer Austrittsstelle aus dem Gehirnepithel nur etwa bis zur Mitte der Wanddicke verfolgen, hier aber finde ich Neuroblasten in den tiefsten Lagen und an der Naht des Gehirnbläschens, von denen sich die Fasern durch 10 bis 15 Zelllagen des Gehirnepithels und noch durch ebensoviele des umgebenden Mesoderms verfolgen lassen. An dem der peripheren Nervenfaser gegenüberliegenden Ende der Zellen kann ich hier mit Bestimmtheit nur bei einzelnen centripetale Fortsätze nachweisen; die meisten Neuroblasten schneiden nach dieser Richtung in rundlicher Linie ab. Bei mehreren jedoch ist das Vorhandensein solcher Fasern außer allem Zweifel.«

Dann erwähnt MARTIN auch von diesem zweiten Embryo das Vorhandensein eines »Trochlearis-Ganglion«, und dass es in späteren Embryonalstadien verschwinde.

(Ich wiederhole hier die von MARTIN gegebenen Abbildungen, da die Arbeit nicht Jedermann leicht zugänglich ist.)

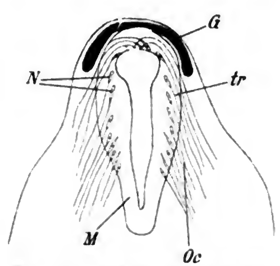


Fig. III. Schema der gemeinschaftlichen Anlage des Trochlearis und Oculomotorius. *M.* Medullarrohr. *N.* Neuroblasten. *Oc.* Oculomotorius. *Tr.* Trochlearistheil der ventralen Wurzel. *G.* Ganglienleiste. (l. c. pag. 345.)

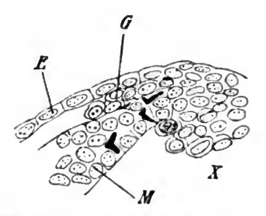


Fig. IV. Trochlearisganglion vom Katzenembryo 3,25 mm Nackensteißlänge. *M.* Medullarrohr. *G.* Ganglienleiste. *X.* Zellen an der Ventralnaht. *E.* Ectoderm. Die schwarzen Zellen zwischen den Epithelien des Medullarrohrs sind Wanderzellen (?). (l. c. pag. 345.)

Was nun die einzelnen Theile der MARTINschen Beobachtungen und ihre Deutung anlangt, so interessirt zunächst der Nachweis dieses Trochlearis-Ganglions auch bei den Säugethieren. Bedenken dagegen erregt die Beschreibung der »ventralen« Wurzeln. Wie weit eine Vermischung mit Oculomotorius-Wurzeln stattgefunden habe, kann ich nicht aus der Beschreibung, noch weniger aus der allzu schematischen Abbildung entnehmen, halten es aber nicht für unmöglich, dass MARTIN wirklich die ersten Fasern des Trochlearis gesehen habe. Wenigstens macht die Abbildung V pag. 349 den Eindruck, als gäbe sie einen Stand der Dinge wieder, der sich mit den von mir an Hunderten von Selachier-Embryonen fastgestellten Verhältnissen decken könnte.

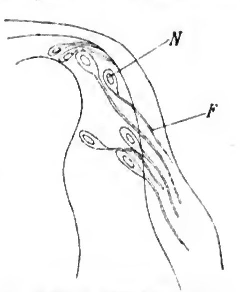


Fig. V. Neuroblasten der Trochleariswurzel vom Embryo 4 mm Länge. *N*. Neuroblasten. *F*. Nervenfasern. (l. c. pag. 349.)

Jedenfalls aber lässt MARTINI's Beschreibung mit Sicherheit als seine Ansicht erkennen, dass anfänglich keine oder nur ganz wenig gekreuzte Fasern vorhanden sind, die Hauptmasse derselben vielmehr ihren »Anfang in Epithelzellen derselben Seite nehme«. Das zeigt auch die oben copirte Abbildung auf S. 349.

Auf pag. 355 heißt es dann von einem Embryo von 8 mm (Nackensteißlänge): »Das Trochlearisganglion ist nicht mehr vorhanden. Die motorische Wurzel zeigt noch wenig gekreuzte Fasern.« Weiter von einem Embryo von 10 mm: »Der Trochleariskern hat sich noch nicht gesondert.« Damit schließen die Beobachtungen.

Auf pag. 390 heißt es dann, nach Erörterung der Angaben früherer Forscher: »Wir sehen nun bei unseren Embryonen, dass die Hauptmasse der Trochlearisfasern auf derselben Seite entspringt und nur ein kleiner Theil derselben aus Neuroblasten der entgegengesetzten Seite hervorgeht. — Eine andre Frage ist: was wird aus den ungekreuzten Fasern? Verwandeln sie sich durch Faserbildung der Neuroblasten am entgegengesetzten Pol und Verbindung der Fasern mit Zellen der entgegengesetzten Seite in gekreuzte, oder werden sie von den ursprünglich aus Neuroblasten der gekreuzten Seite entstehenden Fasern verdrängt, oder bleiben vielleicht noch dauernde Reste davon übrig? Mir scheint am wahrscheinlichsten,

dass die ursprünglich nur spärlichen gekreuzten Fasern später durch ihre zunehmende Menge die ungekreuzten vollständig verdecken.«

Weitere Beobachtungen über das Zustandekommen des Chiasma sind mir nicht bekannt geworden — was an Vermuthungen geäußert worden, enthält der FÜRBRINGERsche Aufsatz.

Ich gebe nun im Folgenden einige der von mir bei Embryonen beider *Torpedo*-Arten, hauptsächlich aber an *T. ocellata* gemachten Beobachtungen und bemerke von vornherein, dass die Größe der Embryonen nicht durchaus maßgebend ist für den Zeitpunkt des Auftretens des Chiasmas: manchmal ist es schon bei Embryonen von 13, ja sogar von 12 mm Länge in der Ausbildung begriffen, manchmal findet es sich noch nicht einmal bei solchen von 15 mm Länge. Bei *T. marmorata*-Embryonen, die meist größer sind, als die von *T. ocellata*, habe ich es bei 13—14 mm Länge in eben begonnener Anlage gefunden.

T. ocellata 12 mm XL 51, V 5 ff. Es findet sich grade über dem Medullardach des Hinterhirns, wo später das Chiasma erscheint, noch ein Klümpchen von Ganglienleistenzellen. Es sind aber noch keine Anfänge zur Faserbildung zu erkennen, auch nicht in den seitlich vom Medullarrohr liegenden Klumpen von Ganglienleistenzellen.

T. ocellata 12 mm XL 12 II (Taf. 14 Fig. 1). Dieser Embryo zeigt, wie von beiden Seiten Ganglienleistenzellen auf das Medullardach hinauf wachsen; die Kerne dieser Zellen sind langgestreckt und liegen im Plasma quer über den Zellen des Medullardaches, so z. B. auf Schnitt II 5 in der Mitte (Fig. 1 *a*) und II 6 rechts (Fig. 1 *b*). Auf Schnitt II 6 links sieht man eine Faser einlaufen, in der drei Kerne eingebettet liegen (Fig. 1 *c*), aber außerhalb des Daches. II 7 rechts zeigt einen Strang zahlreicherer langgestreckter Zellen (Fig. 1 *d*), aus denen wohl demnächst eine Anzahl Fasern über das Medullardach hinüber wachsen sollten; auch der folgende Schnitt II 8 lässt noch Ähnliches erkennen. Quer durch das Medullardach laufende eigentliche Trochlearis-Fasern fehlen noch.

T. ocellata 12 mm XL 994 (Taf. 14 Fig. 8—10). Am Medullarrohr sieht man bereits mehrere — vielleicht 3 oder 4 — Fasern an der Stelle des Chiasma das aus einfachen Epithelzellen bestehende Dach durchsetzen (Fig. 8 *a*), auch einige Kerne oder Reste von solchen sind bemerkbar. Auf der linken Seite liegt aber außerhalb und oberhalb des Medullardaches eine einzelne, isolirte Faser (Fig. 8 *b*). Das Stück derselben, welches auf dem Schnitt I 14 zu

sehen ist, zeigt keinen Kern; es macht den Eindruck einer wellig gebogenen Röhre, doch ist ihre Gestalt nicht rund, sondern, wie man durch Heben und Senken des Tubus constatiren kann, im Querschnitt länglich oval, mit zugespitzten Enden. Auf dem vorhergehenden Schnitt sieht man ein etwas kürzeres Stück derselben Faser, gleichfalls ohne Kern, auf Schnitt 12 ein längeres, wiederum ohne Kern. So kann man noch auf drei weiteren Schnitten diese Faser verfolgen, immer ohne Kern, dann aber folgt ein Schnitt mit deutlichem, der Faser anliegendem Kern (Fig. 8 *c*), und auf dem Schnitt I 7 sieht man sogar drei längliche Kerne in Zusammenhang mit dieser Faser, und diese Kerne unterscheiden sich durch die Färbung[1] des sie umgebenden Plasmas deutlich von denen des umliegenden Mesoderms und geben sich dadurch als Abkömmlinge der Ganglienleiste zu erkennen. Auf Schnitt I 3 sieht man zwei dieser Ganglienleistenzellen, oder deren langgestreckte Kerne, und kann auf das deutlichste constatiren (Fig. 9 *a* und *b*), dass beiden ein Stück dieser platten, bandartigen Faser zugehört, oder dass ihr Plasma sich zu einem Theil dieser Faser umgestaltet hat. Und an diesem Theil der Faser kann man besonders gut die bandartige, auf dem Querschnitt lang-ovale Gestalt derselben erkennen, denn zwischen beiden Kernen dreht sich die Faser halb um sich selber und zeigt dabei ihr Profil: wäre sie rund, so würde es kein Profil geben; aber da sie bandförmig platt ist, nur in der Mitte etwas gewölbt, so erscheint das Profil sehr schmal und verbreitert sich nach beiden Enden, wo die Faser wieder flach liegt. Auf das deutlichste erkennt man an solchen isolirten Fasern, dass ihre Kerne innerhalb ihres Plasmas liegen, und dass dies Plasma in ihrer Umgebung allerlei Differenzirungen andeutet.

T. ocellata 12 mm XL 28. Es besteht bereits ein deutliches Chiasma, dessen Breite ca. 15—17 μ beträgt, also etwa aus 4 bis 6 Fasern besteht, die von einer Seite zur andern laufen. Die Fasern laufen quer über die das Medullardach bildenden Epithelzellen weg, ja, sie scheinen dieselben abzuplatten resp. auseinander zu drängen, ohne sich mit ihnen zu vermischen. Oft hat man den Eindruck, als wenn einzelne Medullardachzellen durch die über und neben ihnen quer dahinziehenden Fasern des Chiasma aus ihrer natür-

[1] Leider ist seit der Zeit der Niederschrift dieser Beobachtungen die Färbung sehr gewichen, so dass es jetzt beim Druck nicht leicht ist, diese Angaben zu controlliren.

lichen Position verschoben, ihre Kerne zerdrückt würden — denn innerhalb der Chiasmafasern sieht man Bruchstücke ehemaliger Kerne, eine Erscheinung, der wir noch öfters begegnen werden. An dem vorliegenden Embryo ist besonders bemerkenswerth, dass man nur auf der rechten Seite 1 oder 2 Fasern aus dem Chiasma hervordringend bemerkt, die man nicht weit verfolgen kann.

T. ocellata 13 mm XL 55 (Taf. 14 Fig. 2—4). Dieser Embryo ist in halb quer halb horizontal eingestellter Richtung geschnitten worden, um bei der bereits fortgeschrittenen Gehirn- und Kopfbeuge den Isthmus und seine Theile möglichst in einem Querschnitt zu fassen, der parallel dem Laufe des späteren Trochlearis geht. Das Chiasma ist offenbar eben im Begriff, sich zu bilden, und man trifft das Medullardach noch in unverfälschter Gestalt. Die Seitenwände des Isthmus bestehen aus dicht aufeinander gedrängten, senkrecht zum Medullar-Canal gerichteten Zellen, die in 6—7fachen Reihen über einander liegen; außen ist eine dünne Schicht weißer Substanz (Randschleier, His) gelagert. Wo die Seitenwände sich zum Dach umbiegen, nimmt die Schichtenzahl der sie bildenden Zellen langsam ab, bis sie grade in der Mitte nur 1—2 Zellen stark erscheinen. Der Randschleier geht nicht über das Dach fort, vielmehr ist das letztere scharf begrenzt gegen das darüber lagernde Mesenchym, und die Kerne der Dachzellen reichen dicht an diese scharfe Grenzlinie heran. Die Kerne der mittelsten Dachzellen sind sogar etwas schräg gestellt, aber mit ihrer Achse nach der andern Seite gerichtet — so dass diese Achsen sich über dem Dach kreuzen müssten, dächte man sie sich verlängert. Und so ist denn die Mitte des Daches, wo sich die beiden Medullarwülste zum Rohre zusammenlegen, auch zugleich die dünnste Partie des Rohres. Verfolgt man nun die Schnitte vom Mittelhirn her gegen das Hinterhirn zu, so tritt plötzlich auch auf dem Dach, wo sie bisher fehlte, weiße Substanz auf, bei Schnitt I 7 auf der rechten Seite; zugleich aber ist dieser Anfang dadurch ausgezeichnet, dass zwei lange cylindrische Kerne dieser »weißen Substanz« angelagert sind, und dass sie den Eindruck zweier quer über den Dachzellen liegender Fasern macht, die noch dazu mit ähnlichen langen Fasern mit cylindrischen Kernen dicht neben dem Medullardach in Zusammenhang stehen (Fig. 2). Auf dem folgenden Schnitt I 8 sieht man diese faserige weiße Substanz auch auf der linken Seite, auf der rechten aber liegen noch einige Kerne außerhalb des Medullardachs, die offenbar demselben Faserstrange zugehören (Fig. 3). Auf Schnitt 9 liegen beiderseits Faserstücke

und längliche Kerne über den beiden Seiten des Daches, und in der Mitte schlängelt sich eine wellenförmig gebogene Faser von einer Seite zur andern, deren Conturen so scharf sind, dass sie nicht mit irgend welchen Mesoderm-Bildungen verwechselt werden kann (Fig. 4). Auf der rechten Seite findet sich wieder außerhalb des Medullarrohrs, im Zusammenhang mit den eben geschilderten Dachfasern, eine Anzahl inmitten plasmatischer Fasergebilde liegender länglicher Kerne, die nach den Seiten gerichtet verlaufen und den proximalen Theil des Trochlearis bilden. Auf dem folgenden Schnitt 10 ist von der »weißen Substanz« des Daches nichts mehr zu sehen, rechts aber setzt sich der Trochlearisstrang inmitten des Mesoderms weiter fort, links sind nur wenige Kerne zu erkennen, die höchst wahrscheinlich auch dem linken Trochlearis-Material zugehören.

T. ocellata 13 mm XL 5 (Taf. 14 Fig. 6). Das Bild gleicht dem vorhergehenden. Auf beiden Seiten liegen wenige flache cylindrische Kerne dem Medullardach auf, aber nur auf einem Schnitt I 8 sieht man »weiße Substanz« quer über das Dach ziehen und kann wiederum constatiren, dass dieselbe faserartig gestaltet ist und mit den von beiden Seiten aus dem Mesenchym auf das Medullardach gerichteten Zellsträngen in Zusammenhang steht.

T. marmorata 14 mm XXI 377. Der Embryo, obwohl etwas größer als die vorigen von *T. ocellata*, entspricht doch demselben Stadium, und man sieht deutlich, wie auch hier das Medullardach keine eigne weiße Substanz aufweist, und nur die Schnitte, welche zugleich quer über dem Dach einige lange cylindrische Kerne aufweisen, auch eine dünne Schicht weißer Substanz erkennen lassen, welche aber auf Schnitt II 6 rechts deutlich in gefaserte Stränge übergeht, die im Mesenchym liegen und mit Leichtigkeit lateral- und ventralwärts bis zu Zellansammlungen der Ganglienleistenproducte verfolgt werden können. Auf Schnitt 8 und 9 sieht man auch von der linken Seite deutlich getrennte Fasern dem Medullardach auf- und eingelagert, so dass gleichzeitig von beiden Seiten das Chiasma und der Ursprung des Trochlearis hervortreten. Die Frage bleibt offen: was bedeuten die Kerne, welche den Fasern angelagert sind? woher stammen die Fasern selbst?

T. ocellata 14 mm XL 978 (Taf. 14 Fig. 7). Der Embryo ist strict horizontal geschnitten, wodurch der Isthmus nicht als Querschnitt, sondern als Schrägschnitt erscheint. Auf beiden Seiten finden sich kernreiche Stränge neben dem Medullardach und durchsetzen dasselbe mit ziemlich breiter, aber fasriger Schicht, innerhalb

welcher mehrere längsgerichtete Kerne liegen, zu welchen die des Daches selbst senkrecht lagern. Die Kerne der eigentlichen Medullardachzellen erscheinen oft wie abgeschnitten, als ginge eine scharfe Schnittlinie quer über sie weg. Man sieht dasselbe an vielen Embryonen; es ist die Folge der quer das Dach durchziehenden Fasern des Trochlearis, welche die Dachzellen bei Seite drängen oder sich auf sie drauf legen. Ihre Ränder bewirken dann das Bild dieser Abgeschnittenheit der Dachzellen. Man kann Kerne und Fasern bis an die Reste der seitlich lagernden Ganglienleistenklümpchen verfolgen.

T. ocellata 15 mm XL 17 (Taf. 14 Fig. 5). Dieser Embryo ist ganz besonders bemerkenswerth. Trotzdem er 15 mm lang ist, zeigt er doch kaum eine Spur »weißer Substanz« auf dem Dach des Isthmus, wo die normalen Medullarzellen in Schichten von 2 bis 3 Zellen durch die ganze Länge desselben gleichmäßig gelagert sind. Auf beiden Seiten aber finden sich im Mesenchym Fasern mit langen, cylindrischen Kernen versehen und münden im Dach des Isthmus. Bei Schnitt II 4 sieht man links diesen Strang sich der convex gekrümmten Partie des dorsalen Isthmus bereits anlagern, ja eine Zelle liegt schon oben auf dem Dach; auf Schnitt 5 sind mehrere Kerne auf dem Dach zu erkennen, welche möglicherweise auch schon diesen Strängen angehören. Ebenso lässt Schnitt II 7 solche lange cylindrisch erscheinende Kerne, mit Faserstücken verbunden, auf dem Dache erkennen; Schnitt II 8 aber zeigt eine wellig gebogene, ganz deutliche Faser so über das Medullardach hinwegziehend, dass zwischen ihr und dem Dach noch ein beträchtlicher Zwischenraum besteht. Mit der Faser verbunden finden sich drei langgestreckte Kerne. Diese Faser zieht von der einen Seite zu der andern, ohne auf diesem Wege das Medullardach zu berühren. Auf beiden Seiten des Medullarrohrs findet man die üblichen Klümpchen von Ganglienleistenzellen.

T. ocellata 15 mm XL 41. Auch auf diesem 15 mm messenden Embryo ist noch kein fest umschriebenes Chiasma zu finden, wohl aber liegt auf Schnitt I 12 eine Faser mit mehreren Kernen dem Medullardach dicht auf. Das Bild ist aber nicht so deutlich, wie bei früher beschriebenen Fällen.

Soweit lasse ich das vor 3 Jahren niedergeschriebene Manuscript unverändert in den Druck gehen — die darauf folgenden

Abschnitte aber, welche Beobachtungen über weitere Differenzirungen der Trochlearisfasern, des Chiasmas und der in den vorhergehenden Abschnitten beschriebenen ganglienartigen Reste der Trigeminusplatte enthielten, habe ich unterdrückt, nachdem es gelungen war, durch eine von Dr. PATON angewandte Methode eine wirksame Fibrillenfärbung bei den jüngsten Embryonen vorzunehmen, welche eine sehr viel eindringendere Erkenntniss der entscheidenden Processe der Trochlearis-Entwicklung vermittelt, als die bisher angewandte Conservirung und Färbung gestattete.

Die Resultate, welche mittelst dieser neuen Methode bereits gewonnen sind, lassen hoffen, dass eine umfassende Anwendung derselben auf ein noch ausgedehnteres Material für eine Anzahl zweifelhaft gebliebener Punkte auch der *Torpedo*-Entwicklung noch Entscheidungen bringen werden: es ist wünschenswerth, die Untersuchungen noch weiter auszudehnen und das nächstjährige Material an *Torpedo*-Embryonen mit der PATONschen Methode zu behandeln, ehe die weitere Beschreibung der Chiasmabildung erreicht wird; die Vergleichung mit den Ergebnissen der Sublimat-Behandlung wird über die Natur der Zellketten, die Betheiligung derselben am Aufbau des Trochlearis und über die Natur der Trochlearis-Ganglien wahrscheinlich neue Aufschlüsse geben, wie sie uns vielleicht auch über den Ursprung der eigentlichen Trochlearis-Fasern ins Klare bringen wird.

III. Der Trochlearis bei Squaliden.

1. *Mustelus laevis.*

Wie bei *Torpedo*-Embryonen ist auch bei *Mustelus* das eigentliche Mittelhirn auf den Seiten frei von Zellen der Ganglienleiste: die Producte der Zellwucherungen, welche auf der Rückennaht des Mittelhirns ihren Ausgang nehmen, gleiten theils nach vorn, theils nach hinten um die sich hervorwölbenden Seitentheile derselben herab. Die nach hinten sich wendenden Zellen verbinden sich mit den durch die Hirnbeuge nach vorn vorgeschobenen Theilen der Trigeminusplatte, so dass es aussieht, als wüchse letztere von hinten nach vorn, d. h. gegen die jetzt schon durch den Bogen der Hirn- und Kopfbeuge in Umrollung begriffene Vorderhirn- und Augengegend zu; durch dieses Vordringen der Hinter- und Mittelhirnplattenzellen wird die spätere Bahn, die uns aus den Schilde-

rungen bei *Torpedo* bekannte Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum und das letztere selber gebildet. Die dahinter liegenden breiteren Theile der Trigeminusplatte liefern das G. Gasseri, und aus den zackenförmig auf den Rücken des Hinterhirns reichenden Verbindungssträngen entsteht ein Theil des Wurzelgebiets des G. Gasseri und die Bahn des primären Trochlearis.

So weit gleicht die Anlage der Trigeminusplatte von *Mustelus* im Großen und Ganzen derjenigen von *Torpedo*; in ihrer weiteren Ausbildung aber stellen sich beträchtliche Unterschiede ein. Von vornherein ist die Anlage bei *Torpedo* massiger, während sie bei *Mustelus* netzartig auftritt — auch ist die Zellmasse der Mittelhirnganglienleiste bei *Torpedo* sehr viel umfangreicher als bei *Mustelus* — das tritt auch in dem späteren Größenunterschiede des G. mesocephalicum bei beiden Gruppen sehr stark in die Erscheinung: bei *Torpedo* ist dasselbe sehr beträchtlich, bei *Mustelus* dagegen ganz klein und geht fast völlig im G. Gasseri auf. Vor dem auf die Rückennaht des Hinterhirns reichenden Strange des primären Trochlearis finden sich die starken Einsenkungen des Ectoderms, die wir schon in der 25. Studie bei *Torpedo* kennen lernten; vor diesen wiederum liegt in ziemlich massiver Gestalt der vorderste Theil der Ganglienleiste, welcher von oben und von hinten die Augenanlage des Vorderhirns umgreift (Taf. 19 Fig. 1). Auch zwischen dem Theil der Trigeminusplatte, aus welchem das G. Gasseri hervorgeht, und dem vorderen strangförmigen Zacken, welchem später die Bahn des primären Trochlearis entspricht, bilden sich dieselben Einsenkungen des Ectoderms, die wir in gleicher Lage bei *Torpedo* fanden — und ebenso finden wir einen beträchtlichen Strang von Ganglienleistenzellen vom hintersten Theil der Trigeminusplatte hinter die Mandibularhöhle herabsteigend, die Anlage der späteren R. maxillaris inferior und superior.

Fassen wir die Veränderungen ins Auge, welche gegenüber dem erwähnten Embryo von 4—5 mm Länge ein solcher von 6—7 mm darbietet (XXVIII 621), so bemerken wir nicht nur eine bedeutend stärkere Entwicklung der Hirn- und Kopfbeuge, sondern müssen auch constatiren, dass die einzelnen Componenten des Vorderkopfes gegen einander ihre Position verändert haben. Während z. B. das Medullarrohr und die einzelnen Hirnabschnitte in Länge und Breite sich mehr ausgedehnt haben, schieben sich die auf beiden Seiten daneben befindlichen Partien der Ganglienleiste mehr zusammen und concentriren sich in der Gegend des späteren G. Gasseri, dessen

Haupttheil sogar mehr caudalwärts gleitet, als bei dem vorher beschriebenen Embryo. Die Hirnbeuge nähert das Vorderhirn mit der an Breite zunehmenden Augengegend und dem späteren Infundibulum der Unterseite des Rautenhirns, die Einbuchtung der Kopfbeuge, aus welcher nachher die Hypophyse hervorgeht, wird dadurch immer tiefer und enger, und die Ausdehnung der dazu gehörigen Theile des Vorderkopf-Ectoderms wird von vorn nach hinten verringert, verlängert und vertieft sich aber in der Richtung nach der Sattelbeuge zu. Dies hat für die Gestaltung der Ganglienleiste und ihrer Derivate die Folge, dass sich das Ganglienleisten-Material des gesammten Vorderkopfes, soweit es nervöse Bildungen producirt — diese Einschränkung ist erforderlich wegen der beträchtlichen Mesectoderm-Massen, welche sich in den Kieferbogen und um Nase und Auge herum ausbreiten —, wesentlich in der Anlage des G. Gasseri concentrirt, welches einen Stern mit drei Strahlen bildet, die indess nur nach oben, vorn und unten gerichtet sind, nicht nach hinten. Der obere Strahl, also der primäre Trochlearis, geht am Hinterhirn entlang bis auf die Spitze des späteren Isthmus, wo er eine ansehnliche Platte von Ganglienleistenzellen bildet, die sich dort sogar noch erhalten, wenn — wie wir bald sehen werden — der Strahl selber sich auflöst, und die ihn bildenden Zellen in der Diaspora des Mesenchyms verschwinden. Die Spitze des Isthmus mit dem Rest der Ganglienleistenzellen ist, — wie wir schon bei *Torpedo* erfahren — zugleich die Localität, an der sich das Chiasma des Trochlearis bildet, und wo Hinterhirn und Mittelhirn an einander grenzen. Dieser Strahl schließt also den ganzen dorsalen Bezirk der Trigeminusplatte des vorher beschriebenen Embryo von 4—5 mm ein, aus welchem Bezirk außer dem Zapfen zum späteren Isthmus auch ein anderer constanter Zapfen dahinter auf die Höhe der Rückennaht des Rautenhirns ging, dessen Reste wir später in den vorderen halb rudimentären Wurzelsträngen das G. Gasseri wiederfinden. Die Rückseite des oberen Strahls entspricht also der dorsalen Ursprungspartie der gesammten Trigeminusplatte. Ebenso entspricht die Vorderseite dieses oberen Strahls der dorsalen Ursprungspartie derjenigen Theile der Trigeminusplatte, die, z. Th. aus Mittelhirn-Elementen herstammend, das G. mesocephalicum bilden. Dadurch, dass die Spitze dieses Strahls immer an der ursprünglichen Hirnnaht liegen bleibt, zieht sich dieser Strahl mit dem vorwärts gerichteten Wachsthum des Hirnrohrs aus; gleich-

zeitig aber wird durch die immer stärker werdende Kopfbeuge die Distanz zwischen Rautenhirn und Vorderhirn, — die ja ursprünglich eine fast gestreckte Linie bildete — sehr verringert, so dass die anfänglich ziemlich ausgedehnte, wenn auch schon frühzeitig concav gekrümmte, dorsale Grenzlinie der Mittelhirn-Ganglienleistenplatte sich außerordentlich verkürzt, und das aus ihrem Material sich hervorbildende G. mesocephalicum unter Verkürzung der dazwischen liegenden, von *Torpedo* her uns sattsam bekannten »Commissur« dicht an das G. Gasseri heranrückt, ja sogar später fast völlig in ihm aufgeht.

Dieses G. mesocephalicum mit seiner Fortsetzung, dem sog. N. ophthalmicus profundus, bildet den mittleren, nach vorn gerichteten Strahl des Sterns, dessen Körper das G. Gasseri bildet. Die obere Begrenzung dieses mittleren Strahls entspricht der dorsalen Ursprungslinie der ganzen Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn-Ganglienleiste, so weit sie von Hause aus bis an den Neuroporus sich anlegte, aber frühzeitig von der Rückennaht lateral hinab rückte. Wie viele, ursprünglich in die entsprechenden Hirn-Abtheilungen sich begebenden »Wurzel«stränge des G. mesocephalicum und des N. ophthalmicus profundus vorhanden gewesen sein mögen, ehe diese von Hause aus wahrscheinlich metamerisch selbständig gewesenen Ganglienleisten-Abschnitte sich ihrer Selbständigkeit bis zu dem Grade begaben, um als Theilstücke des G. Gasseri oder von ihm ausgehende peripherische Nerven zu erscheinen, soll hier auch nicht einmal hypothetisch angedeutet werden: die Grenze der Aufgaben dieser »Studie« ist mit dem G. mesocephalicum gegeben, das nur gelegentlich und zur Aufklärung der den Trochlearis betreffenden Complicationen in dieser Darstellung einbegriffen werden muss. Ebenso bleibe auch unerörtert, welche und wie viel peripherische Nerven von diesen hypothetischen Ganglien des Zwischen- und Vorderhirns (bis zur Neuroporus-Grenze!) ausgegangen und welche Vertheilung sie gehabt haben mögen: diejenigen aber, welche zur Sphäre des G. mesocephalicum gehörten, werden in der bereits erwähnten Arbeit des Dr. Gast über den Oculomotorius bald nach dieser Studie publicirt werden.

Der dritte Strahl endlich, der untere, enthält das Material der Trigeminusplatte, welches sich zur Bildung des N. maxillaris inferior und superior zusammenzieht, deren Beziehungen zu einander und zu den übrigen Componenten des Vorderkopfes, speciell der Mandibular-, Mund- und Augen-Region indess hier auch nicht

weiter discutirt werden sollen. Nur so viel sei noch angedeutet, dass in die Fasermasse, aus welcher der Maxillaris inferior besteht, sogar Zellderivate des G. mesocephalicum eingehen — als Beweis, wie breit von Hause aus die Basis gewesen sein muss, die in phylogenetisch zurückliegenden Zeiten die Componenten des Maxillaris inferior zu ihrer Verfügung hatten — woraus denn weiterhin folgen dürfte, wie breit ihr peripherer Verbreitungsbezirk gewesen sein muss, ehe sie zu dem jetzt scheinbar einfachen N. maxillaris inferior zusammengedrängt wurden.

Es wäre nun angezeigt, auch hier auf die Verhältnisse der Ectoderm-Einsenkungen einzugehen, welche bereits in der Schilderung der *Torpedo*-Embryonen (pag. 180 ff.) berührt wurden, da sie sich bei allen Selachiern vorfinden; aber die Gründe, diese Erörterung aufzuschieben, bis eine ins Detail gehende Darstellung der Entwicklung und Differenzirung des Facialis-Acusticus gegeben werden kann, gelten auch hier, trotzdem gerade bei Squaliden Verhältnisse vorliegen, die eine solche Erörterung sehr wünschenswerth erscheinen lassen, infolge der heillosen Verwirrung, welche in der Auffassung und noch mehr in der Nomenclatur der für diese Vorderkopf-Gegend wichtigen Nerven besteht. Es hat sich zwar ALLIS in ausführlicher und sorgfältiger Arbeit (The lateral sensory canals, the eye-muscles and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of *Mustelus laevis*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 45 1901 pag. 87—236) der Mühe unterzogen, hier einige Ordnung zu stiften. Das ist ihm aber nur bis zu gewissem Punkte gelungen, da seine Untersuchung sich nicht auf die jüngsten Embryonen ausgedehnt und den Ariadnefaden phylogenetischer Ermittlungen nicht gefasst hat, der in dem Labyrinth von Stämmen, Ästen und Zweigen des Ophthalmicus profundus, des Ophth. superficialis p. major und p. minor, des N. buccalis, maxillaris inferior und superior etc. — kurz all der an dieser durch Verschiebungen und Umlagerungen sowohl wie durch Reductionen und Neu-Verknüpfungen so außerordentlich verwickelt gewordenen Region allein zum Ziele führen kann.

Eine solche Arbeit aber bedarf unter allen Umständen einer vorhergehenden Klärung der grundlegenden Fragen nach der Zahl, Lagerung und dem functionellen Schicksale der Metameren des Vorderkopfes und besonders auch der hier behandelten Gegend des Hinterhirns und der von ihm nervös abhängigen Mandibularhöhle und ihrer Derivate, zu denen namentlich auch der M. obliquus superior mit dem ihn innervirenden Trochlearis gehört. Die dabei

erarbeiteten Resultate werden Grundlagen auch für eine kritisch tiefergreifende Behandlung all der eben angedeuteten Probleme liefern — und so wende ich mich zu der weiteren Darlegung der an Embryonen von 8 und mehr Millimetern zu beobachtenden Entwicklungsphänomene der Trigeminusplatte und, soweit sie in das Gebiet derselben eingreift, auch der Mittelhirnplatte, d. h. des G. mesocephalicum zurück.

An einem Embryo XXIX 968 von 8 mm Länge, der sagittal geschnitten ist, beobachtete ich das Folgende. Das G. Gasseri hat noch keine Wurzelfasern gebildet, liegt vielmehr dem Medullarrohr noch locker an; seine Gestalt ist trapezförmig; ventralwärts geht der dicke, untere Strahl, aus dem der Maxillaris inferior hervorgeht, zwischen und außen von der III. Kopfhöhle und der Mandibularhöhle ab; er interessirt uns hier nur in zweiter Linie. Wichtiger ist der zweite Strahl, welcher aus dem oberen Abschnitte der Vorderwand des G. Gasseri frontalwärts läuft und dabei mit schmaler, bereits Fasern enthaltender Bahn dicht über der oberen Wandung der Mandibularhöhle in leichtem Bogen zum G. mesocephalicum gelangt, welcher unterhalb der ectodermalen Vertiefung liegt, welche oben bereits beschrieben und von *Torpedo* im ersten Abschnitt (pag. 181) erwähnt ward. Auch in dem G. mesocephalicum ist eine Faserbahn in der Richtung auf das G. Gasseri nach hinten und des späteren Ophthalmicus profundus nach vorn bereits deutlich ausgebildet — eine Faserbahn, die also senkrecht auf der des später erscheinenden Oculomotorius verläuft. Diese Faserbahn nannte ich bereits oben die Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, und erinnere hier daran, welche Rolle dieselbe bei *Torpedo* spielte, wie von derselben dorsalwärts stabförmige Fortsätze ausgingen, welche in vielen Fällen Verbindungsbahnen mit den bei *Torpedo* nachgewiesenen Ganglienleistenklumpen resp. Trochlearis-Ganglien bildeten.

Auch bei *Mustelus laevis* finden wir solche stabförmige Fortsätze, freilich meist nur einen, und zwar ist dieser nichts anderes, als der bei den jüngeren Stadien beschriebene erste oder obere Strahl d. h. der primäre Trochlearis, der von der das spätere G. Gasseri darstellenden Trigeminusplatte dorsalwärts zum Isthmus verläuft. Bei dem vorliegenden Embryo geht er auch mit breiter Basis pyramidenförmig von der Commissur als Grundlage ab, zieht schräg von innen nach außen und scheint sich auf seiner distaleren Partie etwas abzuwenden und den Versuch zur Bildung eines Klümpchens zu machen,

wie wir es von *Torpedo* kennen gelernt haben. Eine Verbindung mit dem Isthmus existirt nicht mehr, auch findet sich über dem Isthmus bei diesem Embryo kein Rest irgendwelcher Ganglienleistenzellen, wie wir ihn so häufig bei *Torpedo* nachweisen konnten.

Auf der andern Seite desselben Embryo sehen wir etwas andre Verhältnisse. Der erste oder obere Strahl der Trigeminusplatte ist in zwei getrennte Abschnitte zerfallen, deren einer latero-dorsalwärts als Klumpen ganz nach Art von *Torpedo* gefunden wird, während der untere Abschnitt ebenso wie auf der andern Seite als stabförmiger Fortsatz mit breiterer Basis der Commissur in der Nähe des G. Gasseri aufsitzt. Es ist nicht schwer zu verstehen, dass diese beiden jetzt getrennten Partien ursprünglich zusammengehörten und den primären Trochlearis vorstellen. Auf dieser Seite des Embryo fängt das G. Gasseri eben an, eine hintere innere Wurzel und eine vordere obere, äußere zu bilden. Der stabförmige Fortsatz geht hinter der ectodermalen Seiten-Vertiefung über dem G. mesocephalicum von der Commissur zu letzterem ab; der obere, isolirte Klumpen liegt oberhalb dieser Vertiefung — eine topographische Situation, die uns späterhin wichtige Fingerzeige zur richtigen Erfassung der Trochlearisbildung geben wird.

Bei einem andern, gleichfalls 8 mm Länge messenden Embryo XXIX 966 und 67 finden wir Varianten des eben beschriebenen Zustandes, die uns z. Th. noch näher zu den von *Torpedo* bekannten Zuständen hinführen. Auf der einen Seite finden wir genau wie bei dem eben beschriebenen Embryo einen stabförmigen Fortsatz auf der Commissur, der aber bereits näher dem G. Gasseri selbst gelegen erscheint (somit also der herkömmlichen Auffassung eines vom G. Gasseri entspringenden Ramus dorsalis entspricht) und in noch ununterbrochenem, wenn auch sehr ungleichmäßigen Dickendimensionen aufweisendem Zusammenhange bis auf die Höhe des Isthmus verläuft, aber dabei nicht auf die Dorsalseite des Medullarrohrs hinaufreicht. Auf der andern Seite fehlt es gänzlich an einer stabförmigen Fortsatzbildung auf der Commissur: wohl aber findet sich seitlich oberhalb der ectodermalen Seiten-Vertiefung ein großer, oval gestalteter Klumpen von Ganglienleistenzellen, der den ganzen Rest des oberen Strahls der aus der Hinterhirnplatte hervorgegangenen Bildung darstellt. Auch bei diesem Embryo findet man dorsal vom Isthmus keinerlei Reste der Ganglienleiste.

Sehr erwähnenswerth gegenüber den eben dargestellten Befunden erscheint es nun, dass bei einem 7 mm messenden Embryo

XXIX 964 sich eine wichtige Variante zeigt. Bei diesem Embryo sieht man den primären Trochlearis auf Schnitt II 5 und 6 noch deutlich als einen besonderen Theil der Trigeminusplatte mit der Außenseite des G. Gasseri in Zusammenhang stehen und bemerkt an seiner vorderen unteren Seite einen Fortsatz, welcher sich gegen die davor, aber proximalwärts gelegene Commissur richtet; auf derselben befindet sich dorsal ein ähnlicher Fortsatz, der aller Wahrscheinlichkeit nach mit jenem in einem Zusammenhang stand, der jetzt gelöst ist. Dieser Fortsatz auf der Commissur liegt aber näher dem G. mesocephalicum als dem G. Gasseri und somit vor dem Ursprungsort des normalen stabförmigen Fortsatzes, wie wir ihn bei den vorstehend beschriebenen Embryonen von 8 mm Länge fanden. Es erweist sich also, dass auf der Commissur noch andre Zusammenhänge mit dem oberen Strahl der Trigeminusplatte bestanden haben dürften — und damit gewinnen wir einen weiteren Vergleichspunkt mit den Verhältnissen bei *Torpedo*. Wir werden diese zweite Verbindung wieder erwähnen, wenn wir die Beziehungen zwischen Ophthalmicus minor und den distalen Zweigen des Trochlearis auseinanderzusetzen haben.

Zu erwähnen ist nur, dass bei diesem 7 mm messenden Embryo in nächster Nähe der dorsalen Theile des Isthmus ein Klümpchen Ganglienleistenzellen gefunden wird, — somit auch dieser Parallelzustand mit *Torpedo* vorkommt.

Bei einem 9 mm messenden Embryo XXIX 970 findet sich auf der einen Seite auf der Commissur, in beträchtlicher Entfernung vom G. Gasseri, ein letzter Rest des stabförmigen Fortsatzes als pyramidenförmige dorsale Bildung, welche aber keinerlei nachweisbare Verbindung mit einem weit dorsal und lateral gelegenen Ganglienleistenzellklumpen mehr hat, der, wenn nicht in der Nähe des Isthmus, doch nicht weit unterhalb gefunden wird. Auf der andern Seite findet sich, dicht neben dem Isthmus, ein kleines Klümpchen von Ganglienleistenzellen, während von der Commissur, grade zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, ein stabförmiger Fortsatz ausgeht, der, ohne beträchtliche Anschwellungen zu bilden, dorsolateralwärts in die Höhe steigt, aber nicht weit über die ectodermale Vertiefung der Seitenorgane hinausreicht.

Der 9 mm messende Embryo XXIX 972 zeigt bereits eine wesentliche Verkürzung der Commissur, so dass der von ihr ausgehende stabförmige Fortsatz fast schon vom G. Gasseri selbst abzugehen scheint. Er erstreckt sich nicht weit hinauf — aber in der Ver-

längerung seiner Richtung liegt auf der Höhe des Medullarrohrs, aber lateral, eine beträchtliche Ansammlung von Ganglienleistenzellen. Auf der andern Seite besteht keine Spur des stabförmigen Fortsatzes mehr, dagegen eine beträchtliche ovale Masse von Ganglienleistenzellen als Rest des oberen Strahls.

Ein 10 mm langer Embryo XXIX 974 lässt nun schon wesentliche Veränderungen erkennen, besonders eine Verkürzung und Verdickung der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum. Diese Verkürzung geht gleichzeitig mit einer Zunahme des letzteren an Volum vor sich, welche Zunahme zunächst wesentlich auf das Conto seiner äußeren Zellen kommt. Dieselben nähern sich nämlich fortgesetzt der ectodermalen seitlichen Vertiefung, legen sich ihr schließlich an und scheinen sich auf eine Verbindung mit cylindrisch gewordenen Zellen derselben vorzubreiten — ähnlich wie es bei den Verbindungen des Ophthalmicus superficialis major und Buccalis mit dem Ectoderm geschieht, aus welcher Verbindung später das ganze, zu diesen Nerven gehörige Schleimcanalsystem hervorgeht, dessen Entwicklung von mir erneut bearbeitet, aber an anderer Stelle näher erörtert werden soll.

Während also das G. mesocephalicum an Umfang zunimmt, verkürzt sich die zwischen ihm und dem G. Gasseri bestehende Commissur, mit andern Worten, die beiden Ganglien fangen an, sich einander zu nähern. Durch diese Verkürzung der Commissur rückt natürlich auch der auf ihr sich befindende stabförmige Fortsatz, der dorsale Rest der Trigeminusplatte, näher an das G. Gasseri heran, das sich derweil freilich ebenso vergrößert hat wie das G. mesocephalicum. Durch diese Vergrößerung und die Verkürzung der Commissur geräth die letztere auf die obere Partie des G. Gasseri und mündet in dasselbe so ein, als gingen ihre Fasern direct in Wurzelfasern des G. Gasseri über, ohne erst das Ganglion selbst zu durchziehen. Der stabförmige Fortsatz sitzt mit breiter Basis der Commissur auf und erstreckt sich als ein ziemlich solider Zapfen dorso-lateralwärts bis über die ectodermale seitliche Vertiefung hinaus; dort aber hört er plötzlich auf, weitere abgelöste Reste in der Nähe des Medullarrohrs oder des Isthmus werden auf dieser Seite nicht gefunden, lassen sich aber auf der andern nachweisen, so dass auch hier wieder die charakteristische Ungleichheit der beiden Antimeren in die Erscheinung tritt.

Während das G. mesocephalicum aber einen eignen, freilich rudimentär bleibenden Schleimcanal-Nerven anlegt — dessen Zellen

später als Placoden im Vorderkopf ihr Wesen treiben — geschieht etwas Ähnliches auch am G. Gasseri selbst. Wir sehen nämlich an dem vorliegenden 10 mm langen Embryo 974 II 13—15 eine Wucherung von Zellen aus der oberen, vorderen und äußeren Ecke des G. Gasseri sich gegen das Ectoderm bewegen, das hier noch eine ähnliche Vertiefung zeigt wie die, aus der das cylindrische Epithel für den abortirenden Schleimcanal des G. mesocephalicum sich entwickelt. Zu einer vollgültigen cylindrischen Umformung dieser hinteren, d. h. caudalwärts von der für das G. mesocephalicum bestimmten Partie der ectodermalen Vertiefung kommt es aber nicht[1]), vielmehr legt sich die vorwärts wachsende Wucherung des G. Gasseri einfach unter die wie eine schmale Rinne nach innen gerichtete Vertiefung und wächst unter sie, ihre innere Fläche von beiden Seiten langsam umgreifend. Auf 974 III 2 sieht man sogar unter dem am tiefsten nach innen vorspringenden Kiel dieser ectodermalen Rinne den bereits Fasern bildenden Anfang eines besonderen Nerven.

Auch auf der andern Seite sieht man den von derselben Stelle des G. Gasseri ausgehenden Anfang eines Nerven, der an diese nach hinten gerichtete rinnenförmige Verlängerung der Sinnesorgan-Einsenkung gebildet wird, über seine weiteren Schicksale sollen wir bald unterrichtet werden. Es ist wichtig zu betonen, dass dieser entstehende Nerv nicht mit dem stabförmigen Fortsatz zu verwechseln ist, welcher von der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum als letzter Rest des oberen Strahls der Trigeminusplatte erhalten bleibt und oben beschrieben ward. Beide Bildungen be-

[1]) Dass solche Beziehungen des G. Gasseri zu einer Schleimcanal-Anlage nicht zu den Unmöglichkeiten gehören, beweist ein auf Taf. 20 Fig. 8 abgebildeter 14 mm langer Embryo von *Scyl. canicula*, bei dem der Ophthal. major nicht zur Ausbildung gelangt ist; statt eines finden sich zwei besondere Äste des G. Gasseri im Zusammenhang mit je einer Anlage eines Schleimcanal-Organs. Wenn auch dieser Embryo als eine Monstrosität angesehen werden kann, so sind doch solche Monstrositäten oft genug nur atavistische Fingerzeige. Die Rolle der Facialis-Gruppe mit ihren über den ganzen Vorderkopf greifenden Ästen ist schwerlich anders zu verstehen, denn als die eines Collectors der Seitenorgane des Vorderkopfes, ebenso wie der Lateralis schwerlich anders begriffen werden kann, als dass er den Collector der sensorischen Organe des Rumpfes bildet, die wahrscheinlich in früheren phylogenetischen Stadien metamerisch von den Rückenmarksganglien innervirt wurden. Die Concentration dieser Sinnesorgane ist eben ein großer Organisationsfortschritt gegenüber der ursprünglichen metamerischen Wiederholung.

stehen gleichzeitig, die eine lateralwärts, dicht am Ectoderm, die andere mehr nach innen, mitten im Mesenchym.

Ein anderer Embryo von 10 mm Länge XXIX 977 zeigt Eigenthümlichkeiten, die mich nöthigen, auch die Verhältnisse des G. mesocephalicum und der von ihm ausgehenden Nerven wenigstens oberflächlich zu streifen. Die oben erwähnte Verbindung des G. mesocephalicum mit dem vertieften Theil des Ectoderms, aus welchem Sinnesorgane hervorgehen sollen, wird eine sehr bestimmte, so dass ein Fortsatz des G. mesocephalicum zu Stande kommt, der sich mit ziemlich breiter Fläche dem Ectoderm anlegt, dessen Zellen derweil durchaus cylindrisch geworden sind. Ob auch Zellen des Ectoderms selbst sich an der Bildung dieses Zusammenhanges zwischen ectodermaler Sinnesorgan-Anlage und G. ciliare betheiligen, bleibt indess zweifelhaft, wenn es auch an mehr als einem Embryo so aussieht, als ob eine freie Wucherung des Ectoderms und ein Heraustreten von Zellen seiner inneren Schichten sowohl in den Verlauf des Verbindungsstückes zwischen G. mesocephalicum und Ectoderm als auch außerhalb desselben frei ins Mesenchym stattfände. Ich erwähne diese Verhältnisse hier nur ganz cursorisch, da Dr. Gast ausführlich in seiner Abhandlung über die Entstehung des Oculomotorius und ich selbst an andrer Stelle bei der bereits erwähnten erneuten Bearbeitung des Schleimcanal-Nervensystems auf dieselben zurückzukommen gedenke.

Dieses Verbindungsstück des G. mesocephalicum mit ectodermalem Sinnes-Epithel gewinnt aber mehrfache Bedeutung auch für die Verhältnisse des Trochlearis. Im Verlauf der weiteren Entwicklung des Ectoderms trennt sich dies Verbindungsstück vom G. ciliare, nachdem sich schon bei dem vorliegenden 10 mm Embryo die Verbindung verschmälert hat; der zu beträchtlicher Ausdehnung herangewachsene Verbindungsstrang löst sich auch vom Ectoderm ab und wird schließlich als freie Placode oder — wenn er sich vorher schon getheilt hat — als mehrere Placoden im Mesenchym vorgefunden, oft genug in Faserzusammenhang mit den distalen Trochlearis-Zweigen oder mit Ausläufern des Ophthalmicus minor. Wir werden weiter unten derlei Beziehungen genauer beschreiben.

Wie aber dieses abortirende Schleimcanal-Nervensystem — denn um ein solches handelt es sich — des G. mesocephalicum Beziehungen zum Trochlearis gewinnt, so stellen sich auch gelegentliche Beziehungen

zwischen einigen Faserbahnen des G. mesocephalicum, welche eigentlich zum Oculomotorius gehören, zu denen des Trochlearis in so fern her, als Fasern von der Gasseri-mesocephalicum-Commissur ausgehen und ins Innere des Sattelraums laufen, durch welches später die Bahn des Oculomotorius sich erstreckt. In diesem selben Raum sehen wir auch die allmählich sich auflösenden Zellen des primären Trochlearis sich sammeln, in ihn auch die Faserbildungen des stabförmigen Fortsatzes sich erstrecken. Und so erhalten wir durch dieses Zusammentreten auch gelegentliche Faserverbindungen zwischen Oculomotorius und dem System der distalen Trochlearis-Zweige, den Ästen und Zweigen des Ophthalmicus minor, von dem wir weiter unten genaue Kunde geben werden.

Der vorliegende Embryo 977 nöthigte mich zu diesem Excurse, weil wir schon bei ihm einen Fall beobachten können, wo ein kleiner Faserzug von derselben Stelle der Commissur, von welcher der stabförmige Fortsatz dorso-lateralwärts ausgeht, gegen die eben sich entfaltende Bahn des Oculomotorius hinerstreckt, somit also eine frühzeitige Verbindung dieser nervösen Bahnen aufweist (977 III 6 und 7).

Der stabförmige Fortsatz fehlt bei diesem Embryo, vielleicht ist sein Zellmaterial grade in diesen, zum Oculomotorius hin gerichteten Faserstrang aufgegangen. Wohl aber existiren zwei Ganglienleisten-Zellklumpen dorso-lateralwärts, der eine auf der Höhe des Medullarrohrs, also in der Nähe des Isthmus, der andre, größere etwas tiefer. Beide erinnern lebhaft an die kleineren Klümpchen von *Torpedo*, zeigen aber bereits deutliche Spuren der Auflösung. Auf der andern Seite ist ein stabförmiger Fortsatz noch vorhanden und reicht wiederum bis über die seitliche Ectoderm-Vertiefung hinaus. Dorso-lateralwärts weit davon entfernt findet sich nur ein Klümpchen gleichfalls in Auflösung begriffener Ganglienleistenzellen.

Der von der oberen, äußeren und vorderen Ecke des G. Gasseri ausgehende, beginnende Nervenast, auf den wir nun unsre Aufmerksamkeit concentriren wollen, ist bei diesem Embryo auf beiden Seiten in der Entwicklung zurückgeblieben, nur einzelne Zellen zeigen an, dass sich aus ihnen Fasern bilden sollen.

Im Gegensatz zu diesem Embryo zeigt ein 11 mm messender XXIX 979 einen wesentlichen Fortschritt in der Ausbildung dieser Fasern. Um aber diesen Zustand richtig zu verstehen und seine weitere Entfaltung zu begreifen, muss noch vorher bemerkt werden,

dass mit dem weiteren Fortschreiten der Gesammt-Entwicklung sowohl, wie auch besonders der Hirn- und Kopfbeuge eine Zusammendrängung, wie des G. Gasseri und des G. mesocephalicum, so auch des G. Gasseri mit dem G. facialis und den beiden dazu gehörigen ganglиösen Köpfen des Ophthalmicus superficialis major und des Buccalis stattfindet, so dass diese ganze Ganglienmasse sich sehr auf einander drängt. Aus dem oberen, vorderen, äußeren Winkel des G. Gasseri geht jetzt schon ein Faserstrang hervor, der sich unmittelbar an das benachbarte Ectoderm anlegt, grade so, als sollte daraus ein sensorischer Schleimcanalnerv hervorgehen. Auch entspricht eine Differenzirung der Ectodermzellen[1], die sich grade an dieser Stelle befinden, diesem Sich-Anlegen der Nervenfasern: sie gestalten sich cylindrischer, als ihre Nachbarn, wenn sie auch nicht bis zu dem Grade den Charakter der Sinnesorgan-Zellen annehmen, wie es bei dem, dem G. mesocephalicum anliegenden, schließlich zwar auch abortirenden Sinnesorgan-Abschnitt des Ectoderms der Fal ist. (Bei XXIX 982 II 10—12 findet sich sogar ein kleines Zellhäufchen, das wie eine rudimentäre Placode oberhalb des G. Gasseri dem Ectoderm anliegt.) (Taf 19 Fig. 3.)

Bei diesem selben Embryo ist auf der einen Seite von dem ganzen oberen Strahl der Hinterhirnplatte nur noch ein sehr verschmälerter stabförmiger Fortsatz übrig geblieben, der grade in derselben Sagittalebene verläuft, in welcher die äußerste Vertiefung der seitlichen Ectoderm-Einstülpung sich findet. Von weiteren Resten der Trigeminusplatte ist wenigstens nichts wahrzunehmen. Auf der andern Seite hat sich der stabförmige Fortsatz von der Gasseri-mesocephalicum-Commissur abgelöst, aber der Fortsatz selbst ist noch vorhanden und reicht gleichfalls in das Innere des Sattelraums hinein. Dort findet man auch ein kleines Klümpchen von Zellen, die offenbar als ein isolirter Rest des primären Trochlearis anzusehen sind; ein andres, sich auflösendes Klümpchen liegt dorsalwärts dem Ectoderm an, auf der Höhe des Medullarrohres.

Bei einem andern Embryo von 11 mm Länge, XXIX 983, sind die Verhältnisse durchaus ähnlich, sowohl was den Nerven angeht, dessen Anlage an der oberen Außenkante des G. Gasseri geschieht, wie was die allmähliche Reduction des oberen Strahls der Trigeminusplatte betrifft. Betonen möchte ich freilich, dass schon jetzt in dem Sattelraum und zwar grade auf der Höhe der nach innen

[1] Vergl. oben pag. 252 Anmerkung.

am weitesten eindringenden Ectoderm-Vertiefung eine Concentration des Mesenchyms stattfindet, die sich durch dichtere Zusammenschiebung der Kerne kennzeichnet. Auf der andern Seite findet man in Auflösung begriffene Reste der Trigeminusplatte dem sich vertiefenden Ectoderm angelagert, auch von dem stabförmigen Fortsatz sind solche dünnen Überreste vorhanden, die bis in das sich verdichtende Mesenchym des Sattelraums reichen.

Ein Embryo von 12 mm Länge, XXIX 987, lässt eine weitere Differenzirung der von der äußeren oberen Kante des G. Gasseri ausgehenden Nerven erkennen. Diese Differenzirung besteht in einer Spaltung der Anlage: ein Theil geht nach vorn, der andre dorsalwärts nach oben. Um aber die Topographie dieser sich immer mehr complicirenden Gegend genauer festzustellen, ist es nöthig, hervorzuheben, dass allmählich das große Facialis-Ganglion dem G. Gasseri oder beide einander immer näher rückt, und dass die Fasern des Ophthalmicus superficialis major sich über dem G. Gasseri in und durch das Ectoderm nach vorn vorgeschoben haben, zunächst bis an die seitliche Einsenkung des Ectoderms. Dieser immer mächtiger werdende Faserstrang gewinnt besondere Bedeutung für die topographischen Verhältnisse der von der Vorderkante des G. Gasseri ausgehenden Nerven — in welchen, um es gleich hier zu sagen, der Beginn des Ophthalmicus minor zu sehen ist —, da sich beide fast durchgehends neben einander entwickeln, die dorsalwärts gehenden Äste des O. minor aber den O. major mehrfach kreuzen (Taf. 19 Fig. 4).

Die Annäherung der Ganglien der Facialisgruppe an das G. Gasseri entspricht auch der weiter zunehmenden Verkürzung der Gasseri-mesocephalicum-Commissur, so dass das Letztere immer näher an das G. Gasseri heranrückt. Bei dem vorliegenden Embryo sieht man noch einen Rest des stabförmigen Fortsatzes, der hier aber eben wegen der Verkürzung der Commissur aus dem G. mesocephalicum selbst hervorgegangen zu sein scheint: eine kleine knopfförmige Anhäufung seiner Zellen noch unterhalb des Laufes des O. major ist wahrzunehmen — damit endet der Fortsatz. Andre Reste des primären Trochlearis konnte ich nicht erkennen.

Auf der andern Seite desselben Embryo findet sich aber noch höher hinauf eine Ansammlung ähnlicher Zellen, etwas oberhalb des O. major-Stranges, aber natürlich näher der sagittalen Mittelebene des Körpers: von dieser Ansammlung geht noch ein von plasmatisch ausgezogenen Zellen gebildeter Strang bis dicht vor den oberen Rand des G. mesocephalicum, steht aber mit demselben, resp. der

durch Verkürzung in ihm aufgegangenen Commissur kaum mehr in Verbindung. Die Anlage des O. minor an der oberen Außenkante des G. Gasseri entwickelt auf dieser Seite besonders den unter dem O. major dorsalwärts ziehenden Ast.

Ein andrer 12 mm messender Embryo, XXIX 799, zeigt auf beiden Seiten noch eine beträchtliche Ansammlung von Ganglienleistenzellen in der Nähe des Ectoderms auf der Höhe des Medullarrohres, auf der einen Seite einen sehr beträchtlichen stabförmigen Fortsatz, der bis tief in den Sattelraum hinein noch zu verfolgen ist, während auf der andern Seite keine Spur davon übrig geblieben zu sein scheint. Der O. minor ist auf beiden Seiten nur als einfacher Auswuchs vom G. Gasseri an das benachbarte Ectoderm zu sehen.

Bei dem 14 mm langen Embryo XXIX 769 (der aber in seiner Entwicklung den Stadien von 12 mm gleicht) zeigt sich auf beiden Seiten eine Variante bei dem Abgange des O. minor: ein Strang geht von dem vorderen äußeren Winkel des G. Gasseri ab, ein andrer aber von dem hinteren oberen Winkel, so dass beide gesondert an das Ectoderm sich begeben und dann erst unter sich Verbindungen eingehen. Ein starker stabförmiger Fortsatz erstreckt sich von der noch ziemlich ausgedehnten Commissur ins Innere des Sattelraums auf der einen Seite; auf der andern ist er fast geschwunden (Taf. 19 Fig. 5).

Ein andrer Embryo von 14 mm ist offenbar weiter entwickelt als der vorhergehende, denn die Zusammendrängung der drei Vorderkopf-Ganglien-Complexe ist viel beträchtlicher; von einem stabförmigen Fortsatz ist nichts zu sehen, wohl aber ist die Anlage des O. minor weiter gegen die seitliche Ectoderm-Einstülpung entwickelt und hat auch den Faserstrang des O. major auf dessen Innenseite gekreuzt. Diese Anlage ist auf der einen Seite von Hause aus, d. h. schon vom G. Gasseri aus, in zwei Theile getheilt; auf der andern geht sie als ein Strang ab, theilt sich aber bald danach.

Ein dritter Embryo von 14 mm, XXIX 997, zeigt den stabförmigen Fortsatz auf der einen Seite mit doppelter Wurzel auf der Commissur; die vordere derselben greift in den Bereich des G. mesocephalicum herein. Auf der andern, 1000 III 10, findet sich sogar mitten in dem noch ziemlich weit gestreckten stabförmigen Fortsatz eine dreieckige Platte, welche ein durchaus plasmatisches Ansehen hat, als wäre sie eine große Ganglienzelle, von welcher ein auf das G. mesocephalicum zu gerichteter Ausläufer abgeht, der dasselbe

aber, wie es scheint, nicht mehr erreicht, oder dessen Zusammenhang mit ihm bereits gelöst ist.

Ein Embryo von 14,5 mm, XXIX 1016, zeigt den O. minor auf der einen Seite (Taf. 19 Fig. 7) besonders in seinem dorsalaufwärts steigenden Ast fortgeschritten, der bis in die Gegend des eingestülpten seitlichen Ectoderms vordringt. Dagegen fehlt der stabförmige Fortsatz. Auf der andern (Taf. 19 Fig. 7) Seite ist der untere Ast des O. minor, der dem O. major parallel läuft, stärker entwickelt. Ein Rest des stabförmigen Fortsatzes besteht hier noch, geht aber unmittelbar vom Körper des G. mesocephalicum ab, welches indess bereits so nah an das G. Gasseri herangerückt ist, dass es fast als ein Stück des letzteren erscheint; die ursprünglich zwischen beiden bestehende Commissur ist so gut wie geschwunden.

Der 15 mm messende Embryo XXIX 1002 zeigt auf beiden Seiten noch weniger entwickelte Verhältnisse als der vorhergehende Embryo. Die Commissur besteht noch, ebenfalls Reste des stabförmigen Fortsatzes. Vom O. minor ist der dorsalwärts gerichtete Zweig stärker entwickelt.

Embryo XXIX 1009 von 16 mm Länge dagegen lässt die Concentration der drei Ganglien-Complexe stärker ausgeprägt sehen. Der O. minor ist auf beiden Seiten beträchtlicher geworden und läuft in seinem Hauptstrange unter dem O. major auf dessen Innenseite, während sein dorsaler Zweig unter dem O. major in den Sattelraum hineinläuft. Vom stabförmigen Fortsatz ist nichts mehr zu sehen.

Gleiche Zustände zeigt ein andrer Embryo von 16 mm Länge, XXIX 1021, und ein dritter, XXVIII 759.

Bei einem Embryo von 17 mm, XXVIII 682, accentuirt sich wiederum der getrennte Ursprung der beiden Äste des O. minor vom G. Gasseri, so dass beide neben einander, aber nicht von einander ihren Lauf beginnen, der eine oberhalb, der andre unterhalb des O. major, wobei freilich gelegentliche Verbindungen beider Äste innerhalb des Laufes des O. major beobachtet werden. Das findet indess nur auf der einen Seite statt, auf der andern entspringt der obere, dorsalwärts gerichtete Ast vom unteren, nicht direct vom Ganglion.

Ein Embryo von 18 mm XXVIII 721 macht es nothwendig, hervorzuheben, dass das Ganglion des O. superficialis major nun schon beträchtlich über das G. Gasseri und — wenn auch in andrer, weiter seitlich gelegenen Sagittalebene — bereits über das G.

mesocephalicum hinausragt, welches seinerseits fast schon als ein integrirendes vorderes, oberes Stück des G. Gasseri erscheint. Und so geht der O. minor vom G. Gasseri ab in anfänglich parallelem Laufe zum Ganglion des O. major selbst, nicht mehr bloß zu dessen Faserstrange. Bei dem vorliegenden Embryo geht der obere Ast des O. minor als dünner Zweig des Hauptstranges dorsalwärts ab und kreuzt den vorderen Theil des Ganglions des O. major (Taf. 19 Fig. 8).

XXIX 774 ist ein Embryo von 18 mm Länge, bei dem das G. Gasseri nun schon fast völlig in den Winkel hinein geschoben ist, den die Ganglien des O. major und des Buccalis zu einander machen. Der O. minor geht in schon beträchtlich verlängertem Strange und mit einer Anfangsknickung seiner Richtung auf den Lauf des O. major zu; wo er ihn erreicht, zweigt sich nach innen der dorsale Ast ab, während der O. minor selbst in nächster Nähe des O. major weiter zieht, freilich nicht ohne gelegentlich schmale Verbindungsfasern zu dem dorsalwärts ziehenden Ast aufzuweisen. Beide Äste gehen etwas weiter nach innen zu, scheinen aber in einer Sagittalebene aufzuhören, über welche die seitliche Ectoderm-Vertiefung noch hinausgreift. Gelegentlich glaubt man freilich auch auf weiter nach innen gelegenen Sagittalebenen und innerhalb der am weitesten nach innen eingestülpten Ectoderm-Vertiefung noch einzelne Zellen zu bemerken, deren plasmatische Beschaffenheit und Kerngröße von der des umliegenden Mesenchyms abweicht; aber ob diese Zellen wirklich von den umgebenden Mesenchymzellen unterschieden sind, und ob sie andrer Provenienz sind und vielleicht mit den Ästen des O. minor oder den Überresten des primären Trochlearis in etwelchem Zusammenhange stehen, das lässt sich direct nicht entscheiden (Taf. 19 Fig. 9).

Auf der andern Seite desselben Embryos herrschen durchaus ähnliche Verhältnisse.

Ein zweiter, 18 mm messender Embryo, XXIX 803, lässt nun einen sehr wichtigen Umschwung innerhalb der sonst ziemlich gleichen Verhältnisse erkennen (Taf. 19 Fig. 10). Fasst man nämlich Sagittalschnitte ins Auge, welche medianwärts von der tiefsten Stelle der seitlichen Ectoderm-Vertiefung gelegen sind — in dem vorliegenden Falle den dritten, nach der letzten Spur der durchschnittenen Ectoderm-Vertiefung —, so gewahrt man schräg durch den dorsalen Theil des Mesenchyms b l a s s e, z i e m l i c h g r a d e g e r i c h t e t e F a s e r n, welche vollständig kernlos durch das Mesenchym sich den Weg bahnen. Zur größeren Kontrolle gebe ich den Schnitt hier an, XXIX 805

I 9. Diese Fasern bilden ein mittleres Stück des Trochlearis. Dorsalwärts scheinen sie eng an einander gelagert zu sein, ventralwärts lösen sie sich in schmalere und etwas wellig verlaufende Fäserchen auf, wie man das besonders auf dem nächsten Schnitt erkennen kann. Auch auf dem folgenden Schnitt 805 II 1 sieht man grade in der Querebene, welche die ectodermalen Vertiefungen beider Antimeren verbinden würde, eine solche Auffaserung des Trochlearis, kann aber nirgends eine Verbindung dieser feinen Fäserchen mit irgend einem Zellkern wahrnehmen. So weit also die Wahrnehmbarkeit geht, hat man es mit blind endigenden Fäserchen zu thun, denn auch auf 805 II 3 sieht man noch eine solche Faser wellig zwischen den Mesenchymzellen verlaufen, ohne irgend eine Verbindung einzugehen oder von irgend einem Kern begleitet zu werden.

Auf der andern Seite trifft man auf 808 I 9 die ersten ganz feinen Fäserchen, 4—6 an der Zahl, die neben einander in ungleich welligem Verlaufe zwischen Mesenchym-Zellen schräg dorso-ventralwärts laufen. Auf dem vorhergehenden Schnitt setzen sie sich dorsalwärts zu einem schmalen Strange zusammen; es bleibt aber zweifelhaft, ob sie alle in den Strang aufgenommen werden, und ob nicht eine oder die andre daneben hinzieht, wie es den Anschein hat. Ventralwärts sieht man sie auf 808 I 5 und 6 bis auf die Höhe der seitlichen Ectoderm-Vertiefung schlängelnd sich hinziehen, aber auch hier scheinen sie ohne irgend welche Beziehung zu Kernen oder Zellen zu sein.

Ein andrer Embryo, der auch als 18 mm lang bezeichnet ist, XXIX 860, der aber wahrscheinlich etwas älter als der vorige ist, zeigt auf 862 I 6 den Trochlearis als ein bereits etwas breiteres Band oder Strang, wie er, gleichfalls kernlos, sowohl dorsalwärts als ventralwärts weiter zieht, dorsalwärts auf die Höhe des Medullarrohres und über dessen Dach hinweg zum Chiasma, ventralwärts in die Sattelgrube. Ventralwärts lösen sich zunächst einige einzelne Fasern von dem breiten Bande los und verlaufen geschlängelt allein weiter; allmählich löst sich so der ganze Strang auf, und man sieht die einzelnen Fäserchen, wie eine Cauda equina, sich unregelmäßig ausbreiten und zwischen den Mesenchymzellen verschwinden, ohne mit irgend einem Kern oder irgend einer plasmatischen Zelle in Contact zu treten. Dorsalwärts ist der Strang ziemlich scharf begrenzt, seitlich gleichfalls ohne an- oder einlagernde Kerne, und so zieht er über das Dach des Isthmus weg, auf den Sagittalschnitten



natürlich im Querschnitt getroffen, bis er sich in den Isthmus selbst als Chiasmafasern einfügt (Taf. 19 Fig. 11).

Auf der andern Seite zeigt 865 IV 6—8 gleichfalls feine, auseinander weichende Fäserchen, welche auf IV 1—5 sich proximal- und dorsalwärts zu einem Strange zusammen geben, der gleichfalls mehr oder weniger zusammenhaltend über den Isthmus zum Chiasma verläuft. Weder der Strang noch seine auseinander laufenden Fasern und Fäserchen zeigen Kerne oder irgend welche Beziehung zu begleitenden oder terminalen Zellen.

XXIX 784 ist ein Embryo von 20 mm Länge. Der Ophthalm. minor zeigt auf der einen Seite zwei, den O. major auf der Innenseite kreuzende dorsalwärts gerichtete Äste, die aber, ebenso wie der frontalwärts gerichtete Stamm, nach kurzem Verlauf aufhören. Von Resten des primären Trochlearis ist auch auf den mehr nach innen gelegenen Schnitten nichts zu sehen. Wohl aber erscheinen auf Schnitt 786 III 7 inmitten des Mesenchyms nackte Fasern des Trochlearis, die sich ventralwärts wiederum in kleinere, gleichfalls nackte Fäserchen auflösen, ohne, soweit ich sehen konnte, mit irgend welchen Kernen oder Zellen in Verbindung zu treten. Dorsalwärts tritt der Trochlearis, wie bei den bereits erwähnten Embryonen, ohne von Kernen begleitet zu sein, über dem Dach des Isthmus als mäßig breiter Strang in das Chiasma ein (Taf. 19 Fig. 12).

Auf der andern Seite desselben Embryos verhält sich der O. minor durchaus ähnlich, dagegen finden wir den Trochlearis in einer andern Verfassung. Man sieht nämlich den blassen Fasern auf der Höhe des Medullarrohres, an dem sie seitlich abwärts steigen, Kerne eingelagert, die, wenn sie sich zunächst auch nicht wesentlich von den umliegenden Mesenchymkernen unterscheiden, doch den Verdacht erregen, andrer Provenienz zu sein als letztere. Eine Zerfaserung des ventralen Endes des Trochlearis ist auf dieser Seite nicht wahrzunehmen — es scheint, als ob der Trochlearis erst eben hier zu Tage getreten sei.

Der gleichfalls 20 mm messende Embryo XXIX 820 zeigt auf beiden Seiten die gleichen Unterschiede wie der vorige. Auf Schnitt 822 III 3—10 findet man den offenbar eben erst zum Vorschein gekommenen Trochlearis, in oder an dessen Fasern eine Anzahl Kerne wahrzunehmen sind. Eine Auffaserung der Nerven am ventralen Stumpf ist nicht zu erkennen, auch reicht der Nerv wohl noch nicht bis auf die Mitte des Sattelraums hinab. Auf dem Dach des Isthmus kann man ihn als schmalen Strang verfolgen; er zeigt

auch dort Kerne. Auf der andern Seite desselben Embryos 825 III 4—9 sieht man dagegen einen kernlosen, blassen Strang, der sich an verschiedenen Stellen auffasert und dadurch seine Composition aus einer Anzahl von kleineren Fasern zu erkennen gibt. Zellen und Kerne, mit denen er zusammenhinge, sind nicht wahrzunehmen, auch nicht auf dem Theil seines Laufes, der dorsal vom Dach des Isthmus liegt.

Ein dritter 20 mm messender Embryo, XXVIII 713, zeigt ein noch jüngeres Stadium des Trochlearis, den man nur auffindet, wenn man bereits gewohnt ist, feinste Fäserchen zwischen den Mesenchymzellen wahrzunehmen. Ein sehr schmaler Strang läuft gerade an der Seite des Isthmus hinab und theilt sich in zwei feinste Fäserchen, die auf 713 II 5 und 6 nur bei günstiger Beleuchtung unterscheidbar werden; sie gehen nicht weit über die Bodenplatte des Isthmus hinab. Auch auf der andern Seite desselben Embryo ließen sich solche feine Fäserchen unterscheiden, aber nicht durch alle Schnitte verfolgen.

Ein vierter Embryo von 20 mm, XXVIII 732, ist horizontal geschnitten. Es ist desshalb sehr wichtig, genau zu beschreiben, in welchen Beziehungen Stamm und Zweige des Ophthalmicus minor sich zu den übrigen Componenten dieser Partie des Vorderkopfes zeigen.

Auf 738 I 7 geht vom vorderen Außenwinkel des G. Gasseri der Stamm des O. minor mit ziemlich breiter Faserbahn ab, legt sich sofort dem Ganglion des O. major an, bleibt aber unter und hinter demselben auf den nächsten 13 Schnitten von 7 μ Dicke. Auf Schnitt 738 II 10 sieht man von vorn her eine feine gekernte Faser auf den vorderen Theil des Ganglion des O. major zulaufen, und bei weiterer Verfolgung ihres frontalen Endes sieht man, dass diese Faser weiter nach innen in das Mesenchym hinein geräth und auf den vom Isthmus herkommenden Trochlearis zuläuft. Eine directe unmittelbare Verbindung mit dem Trochlearisstamm ist freilich nicht nachweisbar. Dagegen ist eine solche mit einem der dorsal verlaufenden Zweige des O. minor auf 739 I 1—3 zu constatiren, und zwar geschieht dieser Übergang in unmittelbarer Nachbarschaft des Ganglions des O. major. Auf den weiter folgenden Schnitten 739 I 7 und 10 sieht man nun einige andre, ähnliche, meistens einreihige Kettenfasern, die proximal auf den weiter abwärts gerückten Trochlearis, distalwärts aber auf den O. minor zu gerichtet sind, ohne freilich

irgend wo eine deutliche Verbindung mit demselben erkennen zu lassen. Der Trochlearis selbst schreitet in mehrfachen Windungen weiter abwärts, d. h. gegen das Auge zu gerichtet, zeigt unregelmäßigen Umfang, wohl durch Abgabe — oder Aufnahme — getrennter distaler Fasern und läuft nun seinerseits direct auf den im Querschnitt unter dem O. major liegenden O. minor zu, mit dem er durch dorsal von letzterem abgehende Zweige in Faserzusammenhang zu treten — scheint. Ich bin leider gezwungen, dies »scheint« hier zu drucken, da grade die Schnitte, auf denen diese Verbindung zu geschehen scheint, verunglückt sind und kein deutliches Bild ergeben (740 I 6 und 7). Nach den verunglückten Schnitten geht der Trochlearis unterhalb des O. minor um den Bauch des Obliquus superior herum und tritt in denselben, wie es scheint, von unten ein.

Auf der andern Seite finden wir folgende Verhältnisse. Der Trochlearis steigt, mit Kernen oder Zellen besetzt, aus dem Chiasma ventralwärts herab. Auf 738 I 1 ff. sieht man auch hier, wie eine einreihige Kettenfaser sich an den dorsalen Zweig des O. minor begibt, der sich dem Ganglion des O. major so dicht anschmiegt, dass man erst versucht wird, ihn für einen Faserstrang des Ganglion selbst zu halten; diese Kettenfaser verläuft dorsalwärts ebenso wie auf der andern Seite im Mesenchym; ein directer Anschluss an den Trochlearisstrang ist auch hier nicht nachzuweisen, freilich auch nicht in Abrede zu stellen. Der dorsale Zweig des O. minor geht seinerseits weiter in der Richtung auf das Ectoderm zu und verläuft eine Strecke weit in mehrfachen Krümmungen im Mesenchym in der Nähe des Ectoderms, das er erst mit dem Ende seiner Fasern zu berühren scheint (738 I 4—10). Auf Schnitt 738 II 7 steigt dann der Strang des Trochlearis tiefer hinab und nähert sich dem Abschnitt des Mesenchyms, aus welchem später die Orbitalwandung hervorgeht; auf demselben Schnitt geht aber eine zweite einreihige Kettenfaser grade durch diese spätere Orbitalwandung, aber ihr Anfang und Ende sind nicht zu eruiren. Auf 738 II 9 und 10 geht dann der Hauptstrang des Trochlearis durch die Orbitalwandung und tritt in Zusammenhang mit dem Gewirr von Zweigen, das hier durch den O. minor verursacht wird, gleichzeitig aber noch eine Verstärkung erfährt durch einen Strang, der von der zwischen den Ganglien des O. major und dem Bulbus oculi liegenden Placode des G. mesocephalicum herstammt, die bei vielen Embryonen grade an dieser Stelle gefunden wird. Über

diese Placode wird an andrer Stelle ausführlicher gesprochen werden, hier will ich nur erwähnen, dass sie auch Fasern in der Richtung des Ectoderms abgehen lässt, also als ein wirkliches Ganglion erscheint (739 I 1). Wie nun in diesen, den O. major umfassenden Faserkorb, der aus Elementen des O. minor und Trochlearis und von der Placode des G. mesocephalicum gelieferten Ingredienzien sich zusammensetzt, die Fasern des Trochlearis sich verhalten und schließlich an den Obliquus superior gelangen, kann auch auf dieser Seite des Embryo nicht bestimmt werden, weil auch dafür die Schnitte nicht ausreichen. Erwähnt sei nur noch, dass ein weiterer Zweig 739 I 9 und 10 durch den Orbitalwulst des Mesenchyms dorsalwärts zieht in die vom Trochlearis durchzogene Gegend, eine Vereinigung dieses Zweiges mit dem Strang des Trochlearis ist aber wiederum nicht nachzuweisen (Taf. 19 Fig. 14).

Embryo XXIX 869 zeigt gleichfalls die Länge von 20 mm, ist aber zum Unterschied von seinen Vorgängern schräg-quer geschnitten, so dass die Schnittebene etwa mit der Richtung des proximalen Trochlearis parallel läuft. Es hat noch keine Chiasma- und proximale Trochlearis-Bildung stattgefunden. Um so eifriger habe ich nach Anzeichen von distalen Trochlearis-Elementen gesucht und berichte über die Ergebnisse das Folgende.

Auf 873 II 12 sieht man, wie der O. minor vom G. Gasseri abgeht. Über ihm liegt das große Oval des Ganglions des O. major von dem bereits Ausläufer an das Sinnesepithel des Ectoderms gehen. Bis zu 873 I 4 kann man den Hauptstrang des O. minor dicht unter dem Ganglion des O. major verfolgen, von da an rückt er etwas von demselben ab, so dass zwischen beiden ein kleiner Zwischenraum bleibt. Etwas unterhalb des O. minor sieht man den ovalen Querschnitt des Obliquus superior, in der Nähe des oberen Winkels des vorspringenden Augenbulbus.

Auf 872 IV 4 geht vom Stamm des O. minor einer der dorsalen Zweige ab, schmiegt sich der Innenseite des O. major dicht an, lässt sich aber auf den nächsten beiden Schnitten nicht weiter verfolgen, als bis auf die Höhe der Oberseite des O. major. Erst auf 872 III 12 sieht man den Zweig noch etwas höher hinaufziehen, dann aber verliert er sich im Mesenchym der späteren Orbitalwandung, in dem man freilich mehrfach Zellen und Kerne sieht, die vielleicht zu den Zellen jenes Zweiges Beziehungen haben könnten, aber doch nicht mit Sicherheit als Nerven- oder Scheidenzellen angesprochen werden können. Die ganze Reihe III zeigt den O. minor

in geringerer Stärke unter dem gleichfalls an Umfang geringeren O. major, der nun dem Sinnesepithel dicht anliegt: hier und da sieht man freilich in dem benachbarten Mesenchym einige Zellen, deren Plasma gelblich gefärbt ist und die vom O. minor herkommen könnten, aber Zuverlässiges ist nicht zu bemerken. Auf II 3 begegnet man zwar einem Gebilde, das wie eine schräg durchschnittene Faserzelle aussieht, mitten im Orbitalzellwulst — aber beweisbar ist auch diese Deutung nicht, obschon der folgende Schnitt eine Fortsetzung dieses blassen Gebildes bringt. Solcher zweifelhafter Bilder enthält auch 872 I auf mehr als einem Schnitte; zugleich hört der O. minor auf dieser Reihe auf.

Auf der linken Seite zeigt 871 IV mehrfach Bilder, welche den Verdacht erwecken, dass mitten in dem Mesenchym der Orbitalwandung gewisse Zellen sich zu länglichen, zusammenhängenden Fasern ausbilden wollen, so Schnitt 5, 6, 7, 9; auch 872 II 2 und einige andre gewähren solche Bilder, — aber ein sicherer Anhaltspunkt, dass eine solche Deutung richtig sei, bleibt aus.

XXIX 810 ist ein Embryo von 21 mm Länge; seiner Ausbildung nach so weit wie der vorige; da er aber sagittal geschnitten ist, so lässt sich besonders der Zustand seines Ophthalmicus minor besser mit den vorhergehenden Beschreibungen vergleichen.

Der Stamm des O. minor geht auf 812 II 6 mit beträchtlicher Fasermasse aus dem G. Gasseri ab. Schon auf dem nächsten Schnitt kreuzt ein dorsalwärts gerichteter Zweig das Ganglion des O. major an dessen Innenseite, auf dem folgenden Schnitt zeigen sich zwei gleichfalls dorsal gerichtete Zweige, während der Stamm zwischen O. major und dem Obliquus superior nach vorn zieht. Auf 812 II 3 geht ein Zweig frontalwärts ab, während der Stamm abwärts gegen das Vorderhirn sich beugt. Über dem Obliquus superior finden sich zwei Placoden des G. mesocephalicum, von denen die größere dem Muskel dicht angeschmiegt liegt, während die kleinere nahe dem Ectoderm bleibt. Die dorsalwärts vom O. minor abgehenden Zweige findet man oberhalb des O. major frontalwärts gerichtet, gleichzeitig aber gehen auch Zweige von ihnen nach innen gerichtet ab, wo sie gelegentlich Maschen bilden, von denen zellige Ausläufer bis in die Nähe des Sattelraums sich fortsetzen, unterhalb der ectodermatischen seitlichen Vertiefungen, die schon so oft topographisch wichtig waren (vgl. 812 III 4).

Die der sagittalen Medianebene näher liegenden Schnitte enthalten an der gleichen Localität noch einzelne Zellen, welche durch

ihr Plasma den Eindruck machen, von den sie umgebenden Mesenchymzellen verschieden zu sein, aber mit Sicherheit lässt sich nichts über ihre Natur und Bedeutung feststellen.

Erst auf 813 I 5 ff. treffen wir auf den aus einigen blassen Fasern bestehenden, durchaus kernlosen Trochlearis. Eine eigentliche terminale Auffaserung lässt sich nicht wahrnehmen, wohl aber sieht man auf einigen noch weiter nach innen gelegenen Schnitten in der Nähe der tiefen ectodermatischen Einstülpung längliche Kerne in lang-ausgezogenem grauem Plasma; ein directer Zusammenhang mit Fasern des Trochlearis ist nicht zu erkennen — freilich auch nicht positiv in Abrede zu stellen: der Befund erinnert in dieser Beziehung durchaus an das, was wir bei dem vorigen Embryo fanden.

Auf der andern Seite desselben Embryo verhalten sich die Dinge durchaus ähnlich. Der O. minor ist als lang ausgezogener Strang zwischen O. major und Obliquus superior gelegen, unter ihm liegen gleichfalls zwei Placoden des G. mesocephalicum, die Verästelung des O. minor zeigt dieselbe Gestalt wie auf der andern Seite, ja, auch die hintere der beiden Placoden scheint an der Maschenbildung dieser Verästelung durch einen Ausläufer theilzunehmen, und einige feinere kerntragende Fasern scheinen in das Innere des von Mesenchym erfüllten Sattelraums vorzudringen, wo man sie freilich nur als Querschnitte getroffen gelegentlich wahrnimmt, wie z. B. 817 I 9 und 10. Wenige Schnitte tiefer, auf 817 I 6, trifft man bereits auf den auch auf dieser Seite völlig kernlosen Trochlearis und kann ihn kernlos bis an das Chiasma verfolgen. Also auch auf dieser Seite scheint der proximale Trochlearisstamm noch nichts mit den Kettenfasern zu thun zu haben, welche mit dem O. minor in Zusammenhang stehen.

Embryo XXIX 847 von 21 mm, sagittal geschnitten, zeigt im Bereich des O. minor folgende Verhältnisse. Das G. Gasseri liegt ganz innerhalb der beiden Schenkel des G. geniculi und hat einem ziemlich kräftigen Strang des O. minor den Ursprung gegeben, der inner- und unterhalb des O. major resp. seines Ganglion, diesem zunächst gleichgerichtet, nach vorn läuft (850 I 9). Einige Schnitte vorher, — also lateralwärts — geht ein dorsal gerichteter Zweig ab und verläuft oberhalb des Ganglion des O. major. Vor dem Abgange dieses Zweiges findet sich auf dieser Seite des Embryo eine der Mesocephalicum-Placoden, die also beträchtlich von ihrem Ursprungsort weggerückt ist. Sie besteht aus Kernen und nach innen ge-

legenem faserigem, gelbgefärbtem Plasma, lässt aber — zum Unterschied von andern ähnlichen Fällen — aus sich keine Fasern hervorgehen — oder vielleicht sind dieselben noch nicht zum Auswachsen reif. Von dem Ganglion des O. major und von seinem Strange zweigen sich nun schon so viele Äste ab, dass es schwer wird, auf Schnitten zu verfolgen, was zum O. major und was zum O. minor gehört. Dazu kommt noch, dass eine zweite Placode des G. mesocephalicum grade unterhalb des Vorderendes des G. geniculi pars O. major gelegen ist, letzterem und zugleich dem dicht darunter verlaufenden O. minor nahe anliegt, in diesen sendet diese Placode — zum Unterschiede der vorher erwähnten — ein Bündel gelblich gefärbter Fasern ab, die sich eine Strecke weit gesondert am O. minor verfolgen lassen, dann aber ihre Selbständigkeit aufzugeben scheinen; ein andrer kurzer Faserstrang scheint aus dieser Placode dorsalwärts abzugehen und den Strang des O. major zu kreuzen (Taf. 19 Fig. 13).

Am Bauch des Obliquus superior, welcher zwischen Auge und O. minor mitten inne liegt, konnte ich noch keinen Nervenstrang wahrnehmen, so lange die Schnitte in denselben Ebenen liegen, welche den O. major und O. minor gleichzeitig mit ihm zeigen: erst wenn beide Ophthalmici aus der Schnittebene verschwunden sind, also an der Innenseite des Muskelbauches, ebenso wie da, wo derselbe fast schon ein Ende hat, gewahrt man einen kernhaltigen Nervenstrang von innen und oben an ihn herantreten. Diesen Strang kann man nun auf fast 20 weiteren Schnitten verfolgen, wo er in kleinen, schräg getroffenen Stücken im Inneren des Sattelraums, inmitten des allmählich dort dichter werdenden Mesenchyms ziemlich leicht aufgefunden werden kann, manchmal mit, manchmal ohne Kerne. Dann gelangt man zu Schnitten, auf denen seitlich von dem Medullarrohr — das aber selber auf diesen Schnitten nur in dem breiteren Vorder- und Nachhirn getroffen wird — nackte Nervenfasern zum Strange verbunden schräg dorso-ventralwärts ziehen, grade auf die Schnitte jenes gekernten Faserstranges zu, den wir eben beschrieben. Verfolgt man diesen nackten Strang, der natürlich der Trochlearis ist, nach abwärts, so findet man einen etwas welligen Verlauf, so dass die Sagittalschnitte ihn immer nur in Bruchstücken darstellen, gewahrt dabei aber, dass einzelne Kerne dem Faserstrange auf den ventral liegenden Stücken anliegen. Je tiefer nach innen in den Sattelraum hinein und je weiter ventralwärts der Strang vordringt, um so zahlreicher werden die Kerne,

und schließlich gibt es Bilder, auf denen sich der Strang in Zweige zu spalten beginnt, von denen einige sich wieder lateralwärts wenden und mit dem auf der vorigen Seite beschriebenen, zum Obliquus superior führenden kernhaltigen Strange in Verbindung stehen. Der dorsalwärts über das Dach des Isthmus führende Theil des Trochlearis seinerseits zeigt keine Kerne, bis er in dem Isthmus selber als Chiasma verschwindet.

Vergleichen wir mit diesem Befund, was die andre Seite desselben Embryo uns zeigt. Auch hier finden wir nackte Fasern des Trochlearis vom Chiasma an bis auf die Stelle, wo er bereits streng ventralwärts in den Sattelraum hineinreicht: dort aber begegnen wir nicht nur einzelnen Kernen wie auf der andern Seite, sondern einem ziemlich dichten Kernbesatz schon auf einer Höhe, welche der Grundplatte des Isthmus horizontal gleichhoch liegt. Von dort bis zum Obliquus superior sieht man den Trochlearis immer von Kernen begleitet, mal mehr, mal weniger, und man sieht, wie er durch die dichtere Mesenchym-Anhäufung der späteren Orbitalwandung hindurch lateralwärts unter Ophthalmicus minor und major verläuft und an den Bauch des Obliquus superior herantritt, ohne, wie es scheint, mit den eben genannten Nerven und ihren Ästen in Faserzusammenhang zu treten. Für sehr erwähnenswerth halte ich noch, dass auch auf dieser Seite, dicht unter dem Ende des dicken Gangl. geniculi p. O. majoris eine Placode des Mesocephalicum gefunden wird, welche einen beträchtlich starken Strang von Fasern nach vorn abgibt, der sich dem O. minor anschließt, während gleichzeitig ein andrer kleinerer Strang aus derselben Placode dem Theil des O. minor sich anschließt, der grade darüber läuft, so dass also auch auf dieser Seite 2 Faserstränge aus der Placode dem O. minor sich beimengen.

Ein dritter Embryo von 21 mm Länge, XXIX 877, ist in schräge Querschnitte zerlegt, möglichst parallel der Ebene, in welcher der proximale Strang des Trochlearis verläuft. An ihm finden wir auf der rechten Seite den Trochlearis beim Abgang vom Chiasma bis auf die halbe Höhe des Medullarrohres kernlos, dann tritt ein länglicher cylindrischer Kern auf, der den Fasern an- resp. einliegt. Einzelne ähnliche Kerne folgen, aber im Ganzen bleibt der Haupttheil des Stranges kernlos bis auf die Höhe der seitlichen Ectoderm-Vertiefung. Dann sondert sich eine einzelne Faser vom Gesammtstrange ab und zeigt sich als einreihige Kettenfaser, welche zwischen 3—4 länglichen Kernen plasmatische Verbindungen besitzt — ganz nach Art

der einreihigen Kettenfasern der Schleimcanalnerven. Ob diese Faser sich dem Hauptstrange wieder anschließt, konnte ich nicht feststellen. Der Hauptstrang selbst fährt fort, einzelne Kerne zu zeigen, deren Zunahme aber erst in der Nähe des O. major bedeutender wird, hinter welchem der Trochlearis zum Obliquus hinabsteigt.

Auf der linken Seite dieses Embryo sieht man ein wesentlich andres Bild: der Trochlearis zeigt gleich nach dem Austritt vom Chiasma eine beträchtliche Zahl von Kernen, die dem Strange außen angelagert zu sein scheinen und ihn auf seinem ganzen Laufe begleiten; auf der weniger dicken distalen Partie liegen auch weniger Kerne den Fasern an.

Embryo XXIX 835 von 22 mm Länge zeigt beide Trochlearisstränge bis herab auf die untere, distale Hälfte kernlos; erst im Sattelraum, vor Beginn der späteren mesenchymatösen Orbitalwandung, fangen Kerne an, den Strang zu begleiten, und setzen sich bis an den Obliquus superior fort; auch wo der Strang sich spaltet und in eine Faser theilt, begleiten Kerne diese einzelnen Fasern. Solche Spaltungen finden sich bei dem Übergange des Trochlearis aus dem Sattelraum in das Mesenchym der sich allmählich verdichtenden Orbitalwandung, und auf 844 III 3—8 finden sich mehrere solcher einzelnen Fasern, welche gesondert durch diese dichteren Mesenchymmassen hindurchziehen und wahrscheinlich später gesonderte Knorpelcanäle behalten. Unter diesen Fasern befindet sich auch eine, welche durchaus wie jene einreihigen Kernfasern der Schleimcanäle erscheinen, also die principielle Frage nahe legen, ob die daran befindlichen Kerne die constitutiven Elemente der Faser selbst oder nur die auf eine fremde Faser hinaufgewanderten Belagszellen darstellen?

Auch Embryo XXIX 910 von 22 mm Länge, schräg-quer geschnitten, lässt zunächst auf der linken Seite Kerne an der oberen Hälfte des Trochlearis erkennen, die auf der distalen Hälfte beträchtlich zunehmen und an den beiden kräftigen distalen Zweigen zahlreich sind. Mehrfache Maschenbildung zwischen den distalen Zweigen lässt sich constatiren. Auf der rechten Seite liegen die Dinge durchaus ähnlich: bemerkenswerth ist nur, dass bei 916 II 9—10 eine Placode des G. mesocephalicum sich in das Maschenwerk der distalen Trochleariszweige eingenistet zu haben scheint, wenigstens findet man einen Haufen Zellen über dem Obliquus superior in Zusammenhang mit den Zweigen, welche hier sich

verketten und ohne sonstige Beziehungen zum O. minor zum Muskel sich begeben.

Auf der andern Seite 916 und 917 findet sich eine andersgeartete Beziehung des Trochlearis zu den Kettenfasern des O. minor. Auf 916 IV 9 und 10 sieht man vom oberen Rande des im Querschnitt getroffenen O. minor einen Zweig dorsalwärts abgehen, der neben Blutgefäßen von dem O. major beträchtlich weit nach innen auf den Mesenchymwulst der Orbitalwandung zu läuft, mehrere Kerne in sich schließt, nach 3—4 Schnitten aber nicht weiter wahrgenommen wird. Wenige Schnitte vorher sieht man einen andern kernhaltigen Faserstrang gleichfalls in derselben Gegend aus dem Mesenchymwulst der Orbitalwandung hervortreten und mit einer sichelförmigen Biegung in der Nähe des O. minor, aber etwas hinter ihm, verbindungslos endigen. Welche Bedeutung diesen Bildungen zukommt, ist mir nicht klar geworden — es scheint aber geboten, dieselben hier zu erwähnen.

Embryo XXIX 932 misst 23,5 mm und ist schräg-quer geschnitten. Wir finden an ihm die nachfolgenden bemerkenswerthen Verhältnisse.

Auf 940 I 7 finden wir den Austritt beider Trochlearis aus dem Chiasma. Verfolgen wir zunächst den linken. Die Fasern zeigen sofort beim Austritt lange cylindrische Kerne am äußeren Rande des Stranges, aber auch zwischen den einzelnen Bündeln findet man Kerne, sogar zwischen den Fasern im Innern des Chiasmas; doch werden wir davon später im Besonderen sprechen. Gleich auf diesem ersten Schnitt tritt uns eine merkwürdige Erscheinung entgegen: von der äußeren Circumferenz des Trochlearisstranges geht eine feine Faser, rücklaufend, durch das dorsale Mesenchym bis beinah auf die Höhe der sagittalen Mittelebene. An dieser Faser sieht man an ihrem Abgange zwei Kerne im äußeren Mantel des Trochlearisstranges; ein dritter Kern, lang und cylindrisch, liegt an der Wurzel der Faser genau in derselben Gestalt und den Beziehungen, die man bei einreihigen Kettenfasern zu finden pflegt; auf dem folgenden Schnitt sieht man diese Faser sich fortsetzend und zwei weitere, durch beträchtliche Distanz von einander getrennte lange cylindrisch-spindelförmige Kerne aufweisend; auf dem nächsten Schnitt findet man noch einen solchen Kern, dessen Plasma sich nach beiden Seiten spitz auszieht, aber nicht weiter verfolgt werden kann. Diese rücklaufende Faser liegt etwa so weit vom Dach des Isthmus entfernt, wie die Seitenwand des

Isthmus selbst an Dicke beträgt (Taf. 20 Fig. 9*b* und *c*). Was bedeutet, woher stammt diese »Kettenfaser«?

Aber, ehe wir die Beantwortung versuchen, verfolgen wir den linken Trochlearisstrang selbst noch etwas weiter! Auf 940 I 6 finden wir wiederum den Faserstrang außen von einem Mantel oder einer Schicht von Kernen umgeben, die in geringen, unregelmäßigen Entfernungen von einander manchmal über den Außenrand des Stranges vorspringen, manchmal innerhalb desselben liegen. Auf dem folgenden Schnitt sieht man solche Kerne an manchen Stellen wie Pflastersteine an einander gereiht, halb innerhalb des Stranges, halb über seine äußere Contur hinausragend. Ähnlich ist der nächste Schnitt, auf dem der Trochlearis nun schon auf der halben Höhe des Medullarrohres angekommen ist. Auf dem nun folgenden Schnitt 940 I 3 erblickt man einen zweiten, dem oben geschilderten anomalen Faserverlauf ähnlichen Fall. Wiederum an der äußeren, seitlichen Peripherie zweigt sich vom Trochlearisstrang mit etwas breiterer Basis, von zwei sich etwas aufrichtenden Kernen flankirt, ein Faserstrang ab, der sich nach kurzem, auf den Trochlearisstrang fast senkrecht gerichteten Verlauf in zwei feinere Ausläufer spaltet, deren einer dorsalwärts, der andre ventralwärts läuft, so dass sie, beide zusammen, eine Faser darstellen, die mit dem Trochlearis parallel läuft und nur durch einen etwas breiteren Stiel mit ihm verbunden ist (Taf. 20 Fig. 9*a*). Auch diese Faser ist nach dem Typus der einreihigen Kettenfasern gebaut; freilich sind es nur drei Kerne, die in der Faser selbst, weit genug von einander entfernt gefunden werden, während der Stiel einen, sich der verbreiternden Fläche seines Plasmas anschließenden Kern aufweist. Am ventralen Ende dieser anomalen Faser findet sich noch eine kernhaltige, sich verbreiternde Platte — dann ist die Faser zu Ende, weder dorsal noch ventral mit irgend einem Organ im Zusammenhang.

Auf dem weiteren Wege des Trochlearis begegnen wir keinen ähnlichen Vorkommnissen. Der Hauptstrang geht ventralwärts weiter, an einigen Stellen dichter, an andern weniger dicht oder auch gar nicht mit Kernen besetzt. Etwas unterhalb der tiefen ectodermatischen Einbuchtung theilt sich der Trochlearis. Die hintere Partie läuft isolirt durch die Orbitalwandung, theilt sich nochmal und gelangt in die Nähe des O. minor, wo man aber ihre weitere Vertheilung nicht sicher feststellen kann. Von der vorderen Partie trennt sich in spitzem Winkel auf der Innenseite eine einreihige

Kettenfaser und läuft, wie auch der Hauptstrang selber, auf die nun schon dichter gewordene Orbitalwandung zu; im Innern dieses Wulstes verliert man ihre Spur, sieht aber mehrere einzelne Kerne, die wohl zu ihr gehören könnten. Der Hauptstrang aber steigt als plasmareicher mit Kernen versehener Strang gegen den im Querschnitt getroffenen O. major hinab, neben resp. hinter welchem der kleinere O. minor und einer seiner oberen Zweige, beide auch im Querschnitt getroffen, sich finden. Unter diesen liegen Blutgefäße oder Lacunen, und unter diesen der schräg durchschnittene Bauch des Obliquus superior, so wie danach der Bulbus oculi. Auf diese Gruppe von Gebilden läuft nun der Hauptstrang des Trochlearis zu, theilt sich dicht neben dem oberen Zweige des O. minor: der eine kleinere Theil verschmilzt mit demselben (939 II 7 und 8), während der andre nach vorn zieht und nach verschiedenen Biegungen an den Obliquus superior gelangt, um dort mit einem Stück des offenbar vorher durch den Mesenchymwulst der Orbitalwandung getretenen Zweiges in Verbindung zu treten und so den Bauch des Muskels von innen und hinten zu umspinnen (Taf. 20 Fig. 10).

Das Auffallende an den dargestellten Verhältnissen ist offenbar die Verbindung des Trochleariszweiges mit dem Zweige des O. minor. Dass sie indess keine zufällige ist, werden wir sehen, sobald ich die Verhältnisse der andern Seite darstelle, freilich in umgekehrter Ordnung, indem ich mit den Verästelungen des O. minor beginne, die, wie wir aus den Darstellungen etwas jüngerer Embryonen wissen, dorsalwärts von dem dem O. major parallel laufenden Stamme desselben beginnt und auf der inneren Seite des O. major statt hat. Auf 842 I 4 geht der O. minor aus dem oberen, äußeren Winkel des G. Gasseri hervor, schließt sich dem O. major-Ganglion auf dessen innerer Seite dicht an, und sendet im weiteren Verlauf, so weit das Ganglion geht, 3 Zweige dorsalwärts ab, die bis über die Linie der supraorbitalen Sinnesorgan-Anlage hinausgehen und zwischen der mesenchymatösen Orbitalwandung und dem Ectoderm in wellenförmigen Windungen verlaufen. Erst wo im Querschnitt des O. major die Ganglienzellen aufhören, trifft man einen Zweig des O. minor, welcher statt wie bisher im Zwischenraum zwischen Orbitalwandung und Ectoderm zu verlaufen, vielmehr seinen Lauf in die Orbitalwandung selbst einschlägt (940 III 7), d. h. man sieht auf diesem Schnitt einen Zweig von dem O. minor sich ablösen und gleichzeitig einen Theil eines Faserstranges mit Kernen daran im Innern der mesenchymatösen

Orbitalwandung. Verfolgt man beide Bildungen auf den nächsten drei Schnitten, so nähern sie sich einander, und auf 940 III 1 scheinen sie in einander zu münden. Es ist mir nun leider nicht gelungen, den weiteren Verlauf dieses Zweiges in der Orbitalwandung zu verfolgen, ich muss also dahingestellt sein lassen, ob er dort blind endigt oder mit andern Fasern sich verbindet. Auf 940 II 9 setzt sich der Zweig des O. minor weiter gegen das Ectoderm fort, gleichzeitig aber treten mehrere Faserbildungen durch die Orbitalwandung auf diesen Zweig zu, die Verbindung sieht man aber erst 940 II 1 und 2, und zwar mit ziemlich dicken Strängen; erst auf 940 I, und zwar bei Durchmusterung aller 9 Schnitte, in denen vielfache Stücke von Fasern zu sehen sind, kann man sich davon überzeugen, dass diese Faserbildung auf den Stamm des Trochlearis zurückführt, der somit in directer Verbindung mit dem Ophthalm. minor steht.

Wir haben bis jetzt, bei Betrachtung der Verkettung des Trochlearis mit den Zweigen des O. minor noch keine Verbindung des ersteren mit dem Obliquus superior verzeichnen können. Diese erfolgt erst auf den weiter frontalwärts liegenden Schnitten. Wir suchen diese Verbindung am besten auf, indess wir vom Chiasma 940 I 7 ausgehen und den rechtsseitigen Strang verfolgen. Wir finden an ihm keine auffallenden Anomalien, wie auf der andern Seite, aber eine Anzahl dünnerer Fasern, die selbständig als Zweige in der Höhe der seitlichen ectodermalen Vertiefung, also in der Gegend, die wir auf den Sagittalschnitten als Sattelraum bezeichneten, an ihn herantreten oder von ihm abgehen, und theils selbständig, theils als Schlingen oder Maschen sich wieder vereinigend durch die mesenchymatöse Orbitalwandung gegen die Querschnitte der O. major und minor ziehen. Auch hier finden wir wieder einzelne Verbindungen solcher Zweige mit dem O. minor, wenn auch die Bilder nicht so klar und bestimmt sind, wie auf 940 III 1. An dem Bauch des Obliquus superior sehen wir erst auf 939 II 1—4 den wirklichen Trochlearis, dessen Zusammenhang mit dem proximalen Strang freilich nicht durch eine ununterbrochene Serie von Schnitten erwiesen werden kann, da auf mehreren Schnitten offenbar wellenförmige Biegungen stattfinden, die es schwer machen, den Zusammenhang von Schnitt zu Schnitt zu verfolgen.

Ein zweiter Embryo von 23 mm Länge, XXIX 921, ist gleichfalls schräg-quer geschnitten und gibt in vielen Punkten ähnliche Ergebnisse. Verfolgt man auf der rechten Seite den Ophthalm. minor

vom G. Gasseri aus, so trifft man auf 929 II 5—8 deutliche Anzeichen eines dorsalen Zweiges, der neben dem Ganglion des O. major in die Höhe steigt. Im Zusammenhange lässt er sich freilich nicht verfolgen. Einen zweiten, größeren Zweig zeigt 929 I 1—3 und 928 III 4—10; derselbe ist sehr markirt und in seinem wellenförmigen Lauf bis über die Anlage des supra-orbitalen Schleimcanals zwischen Ectoderm und Orbitalwandung zu verfolgen. Von diesem Zweig spaltet sich auf 928 II 4—6 ein andrer deutlich ab, der, kernbesetzt, in das Mesenchymgewebe der Orbitalwandung eindringt, darüber hinaus aber nicht verfolgt werden kann; ob er mit dem Trochlearis zusammentrifft, bleibt zweifelhaft. Auf demselben Objectträger 928 I sieht man einen weiteren Zweig aus dem O. minor aufsteigen, von dem auf I 4 eine einreihige Kettenfaser mit 4 Kernen durch die Orbitalwandung quer hindurch in den Sattelraum zieht; einen Zusammenhang mit dem Strang des Trochlearis vermochte ich aber wiederum nicht festzustellen; den Hauptzweig des O. minor kann man aber noch weiter auf 927 IV 6—9 verfolgen in seinem Laufe bis über den supra-orbitalen Schleimcanal hinweg. In nächster Nähe dieses Zweiges steigt der Trochlearis hinab (927 IV 1—4), dicht besetzt mit Kernen; aber diese Kerne fangen erst auf dem Theil des Stranges an, der vom Sattelraum abwärts führt, während der obere Theil kernlos ist. Auf der Höhe des supra-orbitalen Schleimcanals zweigt sich ein Ast vom Trochlearis unter spitzem Winkel ab und sucht Beziehungen zu dem von 927 IV 6—9 beschriebenen O. minor-Zweige, während der Hauptstrang weiter zieht, auf 927 II den Obliquus superior trifft und seinem inneren und oberen Rand sich einfügt.

Auf der andern Seite desselben Embryos finden sich gleichfalls mehrere dorsalwärts gerichtete Zweige des O. minor, indess ist es mir nicht gelungen, von einem derselben Verbindungen mit dem Trochlearis mit Sicherheit festzustellen — was durchaus nicht ausschließt, dass sie vorhanden sind. Auf 928 III 1 und 2 findet sich aber ein Verhältnis, das wohl der Mühe lohnt, hier erwähnt zu werden. Man findet dort über dem Bulbus, außen vom Obliquus superior, eine der Placoden des Mesocephalicum und kann constatiren, dass aus derselben ein Faserstrang direct über den M. rectus superior geht! (Taf. 20 Fig. 11). Ob er etwas mit dem Muskel zu thun hat, lasse ich dahingestellt. Auf 927 IV 3 findet sich eine den mesenchymatösen Orbitalwulst schräg, aber in etwas querer Richtung durchsetzende einreihige Kettenfaser, die vom O. minor her-

zukommen scheint, aber ohne Verbindung aufhört. Auf 927 II geht der Hauptstrang des Trochlearis an den Obliquus superior; ob sich dabei Zweige zum O. minor vorfinden, ließ sich wiederum nicht feststellen.

Ein Embryo von 25 mm Länge (XXIX 892) zeigt am O. minor ähnliche Verhältnisse, wie sie bisher beschrieben wurden. Auf beiden Seiten sieht man, mehr oder weniger deutlich, einen Zusammenhang von Zweigen des O. minor mit distalen Zweigen des Trochlearis. Auf der linken Seite zeigt sich ein Umstand, der näher beschrieben zu werden verdient. Auf 902 II 4 erreicht der Strang des Trochlearis den Sattelraum, und hier theilt er sich in zwei gleich starke Zweige, die in spitzem Winkel von einander sich entfernen; der mehr caudalwärts liegende tritt durch die mesenchymale Orbitalwandung hindurch; dabei aber zweigt sich von ihm, dorsalwärts gerichtet, ein Zweig ab, der innerhalb des Sattelraums in der Nähe der sich hier noch verdichtenden oberen Reihe der Orbitalwandung resp. des späteren Schädels liegt, aber plötzlich blind endigt (902 III 2—4). Der Hauptzweig des Trochlearis geht weiter durch die Orbitalwandung, verzweigt sich dort, gibt kleine Zweige an die Zweige des O. minor ab und schließt sich, frontalwärts wachsend, an den vorderen Hauptstrang des Trochlearis an, der zum Obliquus superior geht.

Auf 902 III sieht man beide Trochlearis aus dem Chiasma hervortreten, von Anfang an ununterbrochen mit Kernen besetzt, die auf der ganzen Länge nirgends fehlen. Die ehedem nackten Fasern haben also nachträglich ihren Kernbesatz erhalten.

Ein Embryo, der zwar als 24 mm lang bezeichnet, aber sicher wesentlich älter, als der vorige ist (XXIX 1 rosa), ward in seine Querschnitte zerlegt, so dass das Chiasma schon auf dem 70. Schnitt von der Spitze des Mittelhirns an gerechnet erscheint. Er zeigt auf der rechten Seite folgendes Verhältnis. Auf 9 I 1—4 geht von dem bis dahin einheitlichen, quer geschnittenen Stamm des Trochlearis eine einzelne Faser ab, begleitet von einzelnen ihr angelagerten Kernen. Auf 9 III 8 theilt sich auch der Hauptstamm in zwei Äste, und auf 9 IV sieht man erst die einzelne Faser, stärker geworden und von mehreren Kernen umgeben, durch den oberen Theil der Orbitalwandung durchtreten, nachher auf 10 I treten auch die beiden Hauptzweige durch dieselbe hindurch, und etwas später theilen sich auch diese, so dass im Ganzen fünf — soweit ich es constatiren konnte — Zweige durch die Orbitalwandung austreten.

Hier treffen dieselben sehr rasch auf die dorsalen Zweige des O. minor — es ist mir aber nicht gelungen zu constatiren, ob sie sich mit einem derselben verbinden oder ihnen nur angelagert sind. Auf 10 IV sieht man freilich deutlich, dass die Trochlearis-Bündel sich in spitzem Winkel mit dem O. minor schneiden, aber über die dabei obwaltenden Beziehungen lässt sich nichts feststellen.

Ein schräg-quer geschnittener Embryo von 25 mm Länge (XXIX 23 rosa) zeigt wiederum auf 35 II 1—3 eine Faserverbindung zwischen einem Ast des Trochlearis und einem Zweig des O. minor, auf der rechten Seite, während auf 22 in einer langen Reihe von Schnitten der Trochlearis, dicht dem O. minor angelagert, unter ihm wegzieht und an den Obliquus superior sich begibt. Auf der andern Seite ließ sich eine solche Verbindung zweier Zweige nicht constatiren, wohl aber die Anlagerung des Trochlearis an den Stamm des O. minor auf einer Reihe von Schnitten.

Der Embryo XXIX 40 rosa von 29 mm Länge, sagittal geschnitten, lässt folgende Verhältnisse erkennen. Das Chiasma findet sich auf 49 in allen Schnitten: von dort verläuft der Trochlearis über dem Dach des Isthmus als ein beträchtlicher Strang, steigt ebenso seitlich herab bis auf 47 II ohne irgend welche Verästelung. Auf 47 II 3 sieht man zuerst einreihige Kettenfasern in der Nähe des Stranges, sie sind unregelmäßig gelagert, und da man in den Schnitten 47 II 3—46 III 1 immer nur Abschnitte dieser Kettenfasern antrifft, dann aber nichts weiter von ihnen wahrnimmt, vor allem auch keine Spur eines Durchtritts solcher Kettenfasern durch den Orbitalknorpel beobachtet werden kann, so muss man wohl annehmen, dass dieselben nur noch Rudimente ursprünglich umfangreicherer Bildungen darstellen. Von 46 II an geht der Stamm des Trochlearis ohne solche begleitenden Kettenfasern weiter bis zu 45 I, wo ein außergewöhnlich geräumiger Durchgangscanal durch den Orbitalknorpel sich findet — aber nur einer, ohne Nebencanäle. Von dort tritt der Stamm weiter lateralwärts, bis er auf 44 II 1 mit dem Hauptstrang des O. minor zusammenstößt, den er aber außen überschneidet, um auf 44 I 2 von hinten resp. von der Seite mitten in den Bauch des Obliquus superior einzulaufen.

Auf der andern Seite finden sich ähnliche unbedeutende Fasern bei 56 II 2 ff., die sich auf mehreren Schnitten verfolgen lassen; im Übrigen verläuft der Trochlearis als Strang bis 57 I 3, wo er sich gabelt; auf dem folgenden Schnitt theilt sich der hintere Zweig nochmals, so dass drei Zweige des Trochlearis durch je drei klei-

nere Canäle den Orbitalknorpel durchsetzen. Auf 57 II 4 verbinden sich die beiden hinteren, nach vorn gerichtet, zu gemeinsamem Laufe und gehen neben dem allein verlaufenden vorderen Zweige schräg nach unten und außen auf den Obliquus superior zu; auf II 8 gesellt sich ihnen ein dünner Verbindungsstrang von dem darunter laufenden Stamm des O. minor zu, welcher vor und unter dem Ganglion des O. major dahin zieht. Auf 57 III 3 schneidet der hintere Ast des Trochlearis in schräger Richtung den O. minor, zwei Schnitte weiter auch der vordere kleinere Zweig, und dann laufen alle zusammen eine Zeitlang so dicht neben einander, dass sie wie **ein** Nervenstrang aussehen. Aber man kann doch immer erkennen, dass die Fasern des Trochlearis spitzwinklig zu denen des O. minor gerichtet sind; und so ergibt sich auf 58 I 8 ein Auseinandergehen beider Nerven: der O. minor geht dorsaler und theilt sich in zwei Zweige, der Trochlearis verläuft darunter direct auf den Bauch des Obliquus superior zu.

Der Embryo 60 von 30 mm Länge, sagittal geschnitten, zeigt einen gleichmäßig starken Strang des Trochlearis, der vom Chiasma aus über das Dach des Isthmus und die Seiten hinweg zieht in horizontaler und dann schräger Richtung, bis er im Mesenchym auf 72 III sich spaltet. Der vordere der beiden so entstehenden Äste ist wesentlich dünner, als der hintere, dennoch ist er es, der sich noch zum zweiten Male theilt, auf 70 II, dicht vor dem Durchgang durch den Orbitalknorpel, der auf diesem Stadium bereits beträchtlichen Umfang und Dicke erreicht hat. Auf 70 II 1 sind alle drei Äste in je einem Canal dieses Knorpels gesondert zu sehen. Auf 70 I 7 tritt der hinterste und stärkste Zweig aus dem Knorpelcanal hervor, auf I 3 auch der zweite und auf I 1 auch der vorderste. Auf demselben Schnitte scheinen sich die beiden hinteren wieder zu vereinigen oder wenigstens an einander zu legen, denn auf 69 III sieht man nur noch zwei getrennte Äste, den größeren hinteren und den kleinen vorderen. Man kann sie weiter getrennt verlaufen sehen auf 69 II bis auf 69 I vor dem Ganglion des O. major, welches von hinten her sich beiden Ästen nähert; ein Stück des O. minor lässt sich gesondert erkennen, das sich unter und vor dem Ganglion des O. major befindet und auf 69 I 1 und 2 den hinteren Ast des Trochlearis spitzwinklig überschneidet, so dass letzterer unter dem O. minor-Strang wieder zum Vorschein kommt — was auch auf 69 I 1 mit dem vorderen

Aste sich ereignet. Beide werden nun auf 68 III auch von dem großen Strang des O. major überschnitten und sind auf einer Reihe von Schnitten nur dadurch erkennbar, dass sie in schrägerer Richtung getroffen als eine spindelförmige Gruppe durchschnittener Fasern von dem in der Längsrichtung verlaufenden Stamme des O. major sich unterscheiden. Auf einer Reihe von Schnitten ist der Trochlearis nur so zu erkennen, bis er auf 68 I 1 sich vom O. major frei macht und auf 67 III sich dem Muskelband des Obliquus superior inserirt.

Auf der andern Seite liegen die Verhältnisse etwas einfacher. Ein großer Strang des Trochlearis steigt hinab bis dicht an den Orbitalknorpel; fast an seiner oberen Grenze theilt sich ein schmales Bündel davon ab und geht durch einen dicht daneben liegenden gekrümmten Canal durch den Knorpel, verbindet sich aber gleich nach dem Durchtritt wieder mit dem Hauptstrange, XXIX 88 und 87, und tritt dann in gleicher Weise, wie auf der andern Seite, vom O. minor und O. major überkreuzt, in den Obliquus superior ein.

Verbindungen mit dem O. minor sind bei diesem Embryo nicht zur Beobachtung gelangt; ebenso wenig wurden Reste von Kettenfasern oberhalb des Orbitalknorpels in Begleitung des Trochlearis gefunden.

Schließlich habe ich noch einen 41 mm langen Embryo (XXIX 113 rosa), der sagittal geschnitten ward, auf die Frage geprüft, ob Verbindungen mit dem O. minor oder wenigstens noch abgeschnittene Reste derselben zur Beobachtung kämen, habe aber nur ähnliche Verhältnisse, wie bei dem vorigen vorgefunden. Der Trochlearis liegt auf seiner distalen Strecke dem dicken Strange des O. major und dem weniger dicken des minor bis 122 II an, wo er sich selbständig macht und in den Obliquus einläuft. Auf 124 II steigt der Trochlearis in 2 Ästen über den O. minor hinauf, geht durch zwei Knorpelcanäle und vereinigt sich 127 I zu einem gleichmäßig starken Strange bis zum Chiasma. Also auch bei diesem Embryo erhält sich keine Faserverbindung des Trochlearis mit dem O. minor.

Zusammenfassung.

Die Anlage der Trigeminusplatte bei *Mustelus* unterscheidet sich von derjenigen bei *Torpedo* zunächst durch geringeres Volum; besonders ist das G. mesocephalicum wesentlich kleiner und rückt frühzeitig so nah an das G. Gasseri heran, dass es fast völlig in demselben aufgeht. Wie bei *Torpedo* zeigen sich auch bei *Mustelus* (und den andern Squaliden) die ectodermalen Sinnesorgan-Anlagen,

zumal die des G. mesocephalicum, mit den aus dem für sie bestimmten Nerven hervorgehenden Placoden. Aus der Trigeminusplatte geht durch Verschiebungen, welche die Hirn- und Kopfbeuge hervorbringt, in derselben Weise wie bei *Torpedo* der sog. primäre Trochlearis hervor, erreicht aber weder den Umfang noch die Dauer der Existenz, die er bei *Torpedo* besitzt, geht vielmehr nach Bildung gelegentlicher ganglienartiger Klumpen rasch zu Grunde, ohne Ganglienzellen und von ihnen ausgehende sensible Nervenfasern zu bilden.

Am G. Gasseri aber wächst aus der oberen äußeren Ecke eine Nervenanlage hervor, die sich direct an das Ectoderm begibt, als sollte auch hier wie bei dem Ophthalm. major, dem Buccalis und dem Mandibularis externus ein Schleimcanal-Nerv gebildet werden. Die Zellen des Ectoderms nehmen auch mehrfach cylindrische Gestalt an, und man sieht später zwischen Ophth. major und der rudimentären Sinnesorgan-Einstülpung des G. mesocephalicum eine flache rinnenartige Einstülpung eine Zeitlang bestehen, die vielleicht ursprünglich für einen dorsalen Sinnesnerven des G. Gasseri bestimmt war; aber sie wird vom O. major absorbirt, und der aus dem G. Gasseri hervorwachsende Nerv wird kein Schleimcanalnerv, sondern der Ophthalmicus superficialis minor. (Eine auf pag. 252 Anm. beschriebene Missbildung eines Embryo von *Scyllium canicula* erläutert die eben gegebene Darstellung.) Der vom G. mesocephalicum ausgehende Zellstrang zur Ectoderm-Einstülpung wird, wie die letztere, rudimentär, löst sich sowohl vom Ganglion als vom Ectoderm ab, verschwindet aber nicht, sondern theilt sich in 2—3 kleinere ganglienartige Placoden, die in der Umgebung des O. minor und des Obliquus superior an verschiedenen Stellen aufgefunden werden und aus sich sogar Nervenfasern hervorgehen lassen, die sich gelegentlich dem O. minor und andern Organen beimischen. Die Verschiebungen des Kopfes bewirken auch eine Annäherung des G. geniculi s. facialis an das G. Gasseri, so dass die Bahn des Ophth. major der des O. minor immer näher tritt.

Aus dem O. minor zweigt sich nahe dem G. Gasseri ein erster Ast ab, der auf der Innenseite des O. major dorsalwärts hinzieht. Bald geht auch ein zweiter und dritter Zweig nach innen gegen die Sattelhöhle zu. Sie bestehen aus ausgezogenen langen Zellen mit länglichen Kernen, den von mir sog. Kettenfasern.

Diese Kettenfasern begegnen sich in verschiedener Höhe mit den aus dem Chiasma hervorwachsenden nackten Trochlearisfasern und scheinen sich mit einander zu verbinden, wobei es aber unent-

schieden bleibt, ob die Kettenfasern eigentliche Nervenfasern sind oder ob sie nur aneinander gereihte Zellen ohne verbindende Nervenfaser darstellen. So ist auch ihre Vertheilung nicht gleichmäßig auf beiden Seiten: mitunter sieht man schon auf der einen Seite Kerne den aus dem Chiasma austretenden Trochlearisfasern angeschlossen, während auf der andern Seite diese Fasern noch nackt erscheinen, oder aber Kettenfasern neben den Trochlearisfasern einherziehen, aber von ihnen durch Zwischenräume getrennt bleiben. Man findet aber auch Kettenfasern, die vom Stamm des bereits mit Zellen besetzten Trochlearis rücklaufend durch das Mesenchym ziehen (pag. 270) und in demselben enden. Welche Bedeutung einer solchen Faser zukommt, bleibt zweifelhaft, vielleicht ist sie nur eine Anomalie.

Durch diese Kettenfasern treten nun die Trochlearisfasern in räumlichen Zusammenhang mit dem Ophthalmicus minor. Für diese Kettenfasern bleiben ebenso wie für die eigentlichen Trochlearisfasern eigne Durchgangscanäle durch die sich verdichtende Zellenmasse der Orbitalwandung erhalten, woraus man folgern könnte, dass diese Kettenfasern eine dauernde Bedeutung hätten. Das scheint aber nicht der Fall zu sein, da viele dieser Canäle wieder verstreichen und andre nur Rudimente von Kettenfasern aufweisen, ohne Verbindung mit irgend einem Nervenstamm.

Eine wirkliche Faserverbindung zwischen Trochlearis und Ophth. minor lässt sich aber nicht feststellen; selbst da, wo beide Nervenstämme an einander liegen, ist doch die Richtung der sie zusammensetzenden Fasern eine verschiedene, wie sich auf Schnitten nachweisen lässt, und sie weichen wieder aus einander, um eine gesonderte Vertheilung zu finden.

2. *Mustelus vulgaris.*

Die Verhältnisse der Trigeminusplatte zu dem Medullarrohre und der Hirnbeuge sind bei *Mustelus vulgaris* in allem Wesentlichen dieselben wie bei *Mustelus laevis*, so dass ich eine besondere Darstellung der Entwicklung bis zu Embryonen von 10 mm Länge unterlassen kann.

Dagegen ist die Entwicklung des Ophthalmicus minor bei *M. vulgaris* in mehr als einer Beziehung interessant und rechtfertigt eine genauere Schilderung des mir vorliegenden, ziemlich umfangreichen Materiales.

Embryo XXVII 512 (Taf. 21 Fig. 1) zeigt auf Horizontalschnitten

auf der linken Seite den eben beginnenden Auswuchs des O. minor (*Ophth. min.*) aus der äußeren vorderen Ecke des G. Gasseri (*G. Gass.*), daneben aber einen dorsal gerichteten, blind endigenden Zweig der nur noch als Strang bestehenden Trigeminusplatte (*prim. Trochl.*), welcher offenbar einen Rest der Verbindung mit dem Medullarrohr darstellt und desshalb nichts mit dem O. minor zu thun hat.

Embryo XXVII 541 von 11,5 mm Länge, sagittal, zeigt den Beginn des O. minor als zwei von der zu einer kleinen Platte ausgezogenen äußeren vorderen Ecke des G. Gasseri auslaufende, kleine Zweige.

Ebenso zeigt sich XXVII 545 von 12 mm Länge.

Embryo XXVII 515 von 13 mm Länge zeigt diese kleine Platte und die von ihr ausgehenden Äste sternförmig gestaltet.

Ein gleichfalls 13 mm messender Embryo, XXVII 547, zeigt neben einem noch bestehenden schmalen Strange, der als Überrest der Trigeminusplatte anzusehen ist, einen netzartigen Anfang des O. minor, auf beiden Seiten.

Embryo XXVII 553 von 14 mm (Taf. 21 Fig. 2) lässt dieses Netzwerk noch deutlicher hervortreten. In diesem Stadium beginnt auch der Zusammenhang zwischen G. mesocephalicum und Ectoderm sich zu einem Strange auszuziehen, aus welchem in späteren Stadien die Placoden hervorgehen, die wir schon bei der Schilderung der Entwicklung von *M. laevis* kennen lernten. Reste der Trigeminusplatte wurden nicht mehr vorgefunden.

Embryo XXVII 561 von 15 mm (Taf. 21 Fig. 3) zeigt das Fortschreiten der Anlage des O. minor, aus dessen Maschenwerk drei Äste ihren Ursprung nehmen. Der vorderste derselben begleitet den oberen Rand des späteren Obliquus superior, der noch mit dem Lumen der Mandibularhöhle in offenem Zusammenhang steht, die beiden andern Äste gehen um den Ophth. major herum, theils unter ihm, theils ihn an seiner Innenseite kreuzend, so dass die ganze Bildung immer weiter auseinander weicht. Der Strang vom G. mesocephalicum zum Ectoderm steht mit letzterem noch in Zusammenhang, ist aber ein starkes zellenreiches Gebilde geworden. Die Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum ist fast verschwunden, beide Ganglien sind so nahe an einander gerückt, dass sie fast ein einziges Stück bilden. Übrigens ist die Ophth. minor-Anlage nicht auf beiden Seiten gleich, die eine Seite ist etwas einfacher.

Ein 16 mm messender Embryo, XXVII 567, der aber eher jünger

als der vorige zu sein scheint, lässt ein noch complicirteres Maschenwerk des O. minor erkennen (Taf. 21 Fig. 4).

Der Embryo XXVII 575 von 17 mm Länge zeigt bereits eine gewisse Reduction des netzförmigen Ursprungs des O. minor; dafür aber machen sich drei Längsstämme bemerklich, deren einer, der unterste, unterhalb des viel beträchtlicheren Stranges des O. major verläuft, während der mittlere, nachdem er den O. major auf seiner Innenseite gekreuzt hat, oberhalb desselben verläuft, und der dritte dorsal in die Höhe steigt, auch innerhalb des O. major und im Sattelraum, mitten im Mesenchym sich verliert. So ist es auf der einen Seite; auf der andern (Taf. 21 Fig. 5) ist der mittlere noch nicht so weit verfolgbar und kreuzt noch nicht den Lauf des O. major. Der Strang vom G. mesocephalicum zum Ectoderm zieht sich immer länger aus und beginnt, sich vom Ectoderm völlig abzulösen.

Und nun tritt bei diesem Embryo ein neues Factum auf: auf 579 III 9 erkennt man eine nackte kernlose Faser, welche vom Rücken her über den Isthmus seitlich in die Sattelhöhle hinabwächst und die erste Andeutung des absteigenden, proximalen Trochlearis darstellt. Auf den übrigen Schnitten lässt sich diese feine Faser leider nicht verfolgen.

Embryo XXVII 584, 18 mm Länge. Dieser Embryo zeigt den Abgang des O. minor von der äußeren oberen Ecke des G. Gasseri in normaler Weise, also schon als beträchtlich dicken Strang, der sich über dem Obliquus superior ausspannt und frontalwärts zieht. Der Obliquus superior selbst hat sich eben erst von der Mandibularhöhle abgeschnürt und richtet sich ebenfalls als langer schmächtiger Bauch oberhalb des Augapfels und der noch als große hohle Blase bestehenden Prämandibularhöhle nach vorn. Gleich nach seinem Abgange vom G. Gasseri entsendet der eben erwähnte Strang des O. minor einen Zweig dorsalwärts, welcher sich seinerseits wieder theilt: der obere dieser beiden Zweige kreuzt das Ganglion des O. major an seiner Innenseite, der vordere dagegen läuft innerhalb und in nächster Nachbarschaft des O. major-Stranges nebenher, trifft auf einen Zweig des unteren O. minor-Stranges und bildet mit demselben eine Masche; danach zieht er parallel dem O. major weiter.

Der Strang vom G. mesocephalicum zum Ectoderm hat sich als Strang aufgelöst: schon bei dem vorigen Embryo hatte er sich vom Ectoderm abgelöst, jetzt hat er auch seinen Zusammen-

hang mit dem G. mesocephalicum gelöst und ist in zwei ungleich große Placoden zerfallen, die als runde Klümpchen unterhalb des Obliquus superior in der Nähe des Ectoderm hinter einander gelagert sind.

Von proximalen Trochlearisfasern ist bei diesem Embryo noch keine Spur aufzufinden.

Embryo XXVII 592, 19 mm Länge. Man erkennt in Auflösung begriffene Zellstränge des O. minor, die dicht bei seinem Ursprunge vom G. Gasseri abgehen, während der Hauptstrang des O. minor immer näher der schmalen Commissur gerückt ist, welche sich noch zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum vorfindet, und von dort nach vorn und oben gerichtet zwischen dem Obliquus superior und dem Strange des O. major sich ausspannt. In dessen Nähe theilt sich der O. minor wiederum: ein kurzer Ast geht dorsalwärts, theilt sich gleich noch einmal, und die aus dieser zweiten Theilung resultirenden zwei Zweige gehen, der eine innerhalb des O. major in die Mesenchymmasse der Sattelhöhle, der andre parallel dem Hauptstrange des O. major nach vorn. Der untere Hauptstrang läuft dem Obliquus superior parallel an seiner Oberseite.

Der Strang vom G. mesocephalicum zum Ectoderm ist in seiner Hauptmasse noch sichtbar, hat sich aber bereits so gelockert, dass zwei größere Klümpchen daraus hervorgehen müssen, sobald sich die dünnen Verbindungsbrücken zum G. mesocephalicum und uzm Ectoderm, aber auch die zwischen den beiden Klümpchen selbst völlig aufgelöst haben.

Auf der andern Seite sieht man mitten im Mesenchym der Sattelhöhle, in der Nähe der seitlichen Ectoderm-Einstülpung einzelne unzusammenhängende Zellen, welche durchaus den Eindruck machen, als seien sie Überreste der hier ursprünglich gelegen habenden Trigeminusplatte. Zusammenhänge dieser Reste mit Zweigen des O. minor sind nicht zu constatiren; noch weniger können sie mit Producten des absteigenden Trochlearis in genetischen Connex gebracht werden, da auch bei diesem Embryo noch keine Spur eines proximalen Trochlearis sichtbar geworden ist.

Embryo XXVII 603 von 20 mm Länge zeigt noch am Ursprunge des O. minor aus dem G. Gasseri einige Reste des ursprünglichen Maschenwerks, aus dem dann der eigentliche O. minor hervorgeht. Aus dem Maschenwerk tritt ein dorsaler Zweig hervor, welcher innen vom Ganglion des O. major nach oben zieht und sich theilend im Mesenchym verliert. Der Hauptstrang des O. minor geht zwischen

dem Rand des Obliquus superior und dem Strange des O. major nach vorn, hie und da kleine Zweige dorsalwärts entsendend (Taf. 21 Fig. 6).

Der Strang zwischen G. mesocephalicum und Ectoderm hat sich zu zwei Placoden umgebildet, welche dicht am Ectoderm liegen geblieben sind: der Anfang des Stranges steht noch mit dem Ganglion in Verbindung, ist aber in der Mitte unterbrochen, so dass die beiden Placoden isolirt sind.

Von proximalen Fasern des Trochlearis zeigt auch dieser Embryo noch keine Spur!

So weit führte ich die Beobachtung über die vorstehend beschriebenen Verhältnisse an sagittal geschnittenen Embryonen[1]. Es musste wichtig sein, dieselben Verhältnisse und besonders das Verhalten des proximalen Trochlearisfasern zu den Zweigen des O. minor und zum Obliquus superior an schrägen Querschnitten zu beobachten, welche in annähernd paralleler Richtung zum Verlauf des proximalen Trochlearis geführt wurden. Die Ergebnisse lasse ich nun folgen.

Embryo XXVII 613 von 19 mm Länge. Dieser Embryo lässt weder eine Spur des Chiasmas noch der proximalen Fasern des Trochlearis erkennen. Die Schnitte, welche schräg durch die beiden Augenblasen gehen, zeigen innen von denselben die durchschnittene Prämandibularhöhle, darüber den querdurchschnittenen Zellstrang vom G. mesocephalicum an das Ectoderm, soweit derselbe noch im Zusammenhang besteht, wie z. B. auf der rechten Seite dieses Embryos, während er auf der linken bereits unterbrochen ist und zur Bildung der beiden, dicht dem Ectoderm angelagerten Placoden geführt hat. Über diesen durchschnittenen Placodensträngen liegt der gleichfalls quer durchschnittene Bauch des Obliquus superior, der in diesem Stadium noch ein kleines inneres Lumen zeigt; über dem Obliquus liegt der Hauptstrang des O. minor und über diesem endlich, dicht dem Ectoderm an- oder vielmehr eingelagert, der O. major. Über dem O. major mit seinem ectodermalen Sinnesepithel folgt dann die ectodermale Einstülpung, auf derselben Höhe, auf der sich die Bodenplatte des Medullarrohres zeigt. Dorsal hiervon zwischen Medullarrohr und Ectoderm dürfen wir die ersten Fasern des proximalen Trochlearis zu finden erwarten. Im Vorstehenden ist die Topographie der Region gegeben, deren weitere Entwicklung uns hier beschäftigen wird.

Embryo XXVII 625 von 20 mm Länge zeigt uns nun den

---

[1] Vergl. indessen weiter unten pag. 295.

ersten Anfang proximaler Trochlearisfasern und zugleich des Chiasmas, 629 V 9—11. Letzteres nimmt an Breite 2—3 Schnitte von 5 μ, an Höhe die obere Hälfte des Isthmusdaches ein, die untere Hälfte wird von dicht stehenden Medullarzellen gebildet, welche die Chiasmafasern von unten und von den Seiten wie ein Futteral umgeben, aber nicht zwischen sie eindringen oder höchstens zwischen die äußeren Fasern. Es ist leider nicht möglich, innerhalb der Chiasmamasse mit Sicherheit einzelne Fasern zu unterscheiden resp. in ihrem Laufe durch das Chiasma und bis zu ihrem Austritte aus demselben zu verfolgen. Ebensowenig ist es möglich, sie bis zu ihrem Ursprunge aus irgend welchen zelligen Elementen im Innern oder außerhalb des Medullarrohres zu unterscheiden. Das Chiasma stellt sich vielmehr dar wie eine dorsale Verlängerung und Verbreiterung des von His so genannten Randschleiers, der über das Dach des Medullarrohres hinwegzieht, aber eine deutliche Faserung durch horizontale Linien erkennen lässt. Dass man aber die einzelnen Fasern in ihrem Laufe nicht verfolgen kann, liegt, neben andern Gründen, hauptsächlich daran, dass sie nicht in einer und derselben Querebene liegen. Sie verlaufen vielmehr in schräger Richtung, treten von unten und hinten in das Dach des Isthmus ein, und treten ebenso nach unten, aber etwas nach vorn wieder aus. Querschnitte können desshalb den Verlauf einer einzelnen Faser nicht enthüllen: und so bleibt es in gewissem Sinne zweifelhaft, ob diese Gesammtmasse des Chiasmas aus einzelnen, von einander getrennten Fasern besteht, und ebenso bleibt es zweifelhaft, ob alle Fasern, die auf den Seiten aus dem Chiasma hervorgehen, auch wirklich im Chiasma sich gekreuzt haben und von der entgegengesetzten Seite, also aus dem andern Antimere, herstammen. Wir werden spätere Stadien kennen lernen, durch welche diese Unsicherheit noch weiter beleuchtet wird.

Ist es also nicht mit Sicherheit zu entscheiden, wie die Fasern sich im Chiasma zu einander verhalten, so bleibt es auch unklar, ob sie alle einzeln austreten, oder ob sie mit einander zu plasmatischer Gemeinschaft verschmelzen, d. h. wirkliche Syncytien bilden. Diese Frage complicirt sich aber sofort mit einer andern von hoher Bedeutung: ob nämlich diese austretenden Fasern besondere Kerne besitzen, die ihnen uranfänglich zugehören, oder ob sie als Ausläufer im Innern des Medullarrohres liegen bleibender Zellen aus

dem Medullarrohre heraustreten, event. nachträglich erst durch besondere Zellen mit Kernen eingescheidet werden. Auch für diese Frage werden wir im Verlaufe unsrerDarstellung neue Beurtheilungskriterien gewinnen. An dem vorliegenden Embryo kann man nur constatiren, was sich auch an andern oft genug beobachten lässt, dass Medullarzellen aus den inneren Schichten des Medullarrohres den Fasern des Chiasma sich zugesellen grade an der Stelle, wo letztere das Medullarrohr verlassen und als Trochlearisstamm austreten wollen. Unsicher aber bleibt, ob diese Zellen oder Kerne auch aus dem Verbande des Medullarrohres heraustreten und mit den Fasern weiter in das Mesenchym der Seitentheile des Kopfes hineinwandern. Auf der linken Seite des vorliegenden Embryo XXVII 629 V 2 sieht man nun den Austritt mehrerer Fasern in seitlicher Richtung am oberen Theile des Isthmus und findet ein Paar cylindrischer Kerne ihnen angelagert, grade wo sie austreten: es wäre also nicht unmöglich, dass diese Kerne aus dem Innern des Medullarrohres soweit vorgedrungen wären und dabei die cylindrische Gestalt angenommen hätten. Auf den folgenden Schnitten sieht man weitere Fasern ohne Kerne austreten, auf dem Schnitte 629 V 5 liegen mehrere Fasern dicht an einander ohne Kerne — es sind aber offenbar die weiter vorgedrungenen Stücke derselben Fasern, deren Austritt eben beschrieben ward. Auch noch auf den folgenden drei Schnitten kann man feine Faserstücke erkennen, die außen von der oberen Hälfte des Isthmus ventralwärts hinabsteigen — weiter aber sind sie noch nicht vorgedrungen, und die horizontale Mittelebene des Medullarrohres haben sie noch nicht erreicht. Auf der andern Seite treten die Fasern des Trochlearisstammes mit breiterer Platte aus, als wären sie alle zusammengeklebt; auch sieht man dort gleichfalls einige cylindrische Kerne gegen diese Platte zu im Innern des Medullarrohres zusammentreten; aus der Platte selbst gehen zwei einzeln laufende Fasern noch ein Stückchen weiter, ohne Kern; dann hören sie auf, d. h. lassen sich inmitten der Mesenchymzellen nicht weiter unterscheiden.

Sicher geht aus diesem Befunde hervor, dass diese Fasern des Trochlearis aus dem Medullarrohre hervorwachsen, nicht aber aus Zellen der Trigeminusplatte oder aus aufsteigenden Zweigen des Ophthalmicus minor in das Dach des Isthmus hinein.

Embryo XXVII 718, gleichfalls von 19 mm Länge, zeigt auf 725 I 7—11 das Chiasma und den Austritt der ersten proximalen

Trochlearisfasern. Bei diesem Embryo sieht man mit Deutlichkeit zwischen den Fasern des Chiasmas längliche Kerne, welche im Begriff zu sein scheinen, mit den Fasern aus dem Verbande des Medullarrohres auszutreten. Ähnliche Kerne liegen auch zwischen den Fasern grade auf dem Dach des Isthmus. Sie können schwerlich eine andre Provenienz haben, als aus den Massen der das Chiasma umgebenden Medullarzellen; ihre längliche Gestalt wäre dann bedingt durch ihr Angeschmiegtsein an die auswachsenden Fasern des Trochlearis. Dass sie bestimmt seien, auszutreten, ist natürlich nur eine Annahme — sie könnten ja auch an der Stelle liegen bleiben, wo sie jetzt liegen. Wir werden aber später Fälle kennen lernen, wo die Annahme fast zwingend erscheint.

Verfolgen wir nun die Fasern des austretenden Trochlearis mehr im Detail, zunächst auf der rechten Seite. Anfänglich bilden dieselben eine zusammenhängende Platte, die aber doch durch einzelne Lücken zu erkennen gibt, dass auch in ihr die verschiedenen Fasern nur durch nahes Aneinanderliegen den Eindruck einer zusammenhängenden Platte gewähren, und sich gleich darauf von einander trennen und einzelne verschieden dicke Fasern darstellen. Diese Fasern liegen zunächst in den caudalwärts auf das Chiasma folgenden Schnitten, dann aber treten sie weiter frontalwärts, so dass man sie in den vor dem Chiasma liegenden Schnitten wieder auffindet, wo sie einzeln als feine, blasse Faserstücke ohne Kerne in 4—5 Schnitten noch gesehen werden — aber weiter als bis auf die halbe Höhe des Medullarrohres reichen sie nicht abwärts — wenigstens sind sie nicht unterscheidbar. Da sie mitten durch das Mesenchym laufen, so berühren sie sich hie und da mit Mesenchymkernen, aber ihnen zugehörig schienen diese nicht zu sein.

Andrerseits sieht man einzelne große ovale Kerne mit gelblichem Plasma von unten her in das Mesenchym eingestreut, beinahe bis zu der Höhe, wo die Trochlearisfasern aufhören; besonders auf Schnitt 725 I 5. Sowohl diese Kerne als auch ihr Plasma machen einen durchaus andern Eindruck, als die Mesenchym-Elemente, und da einige derselben in Zusammenhang durch Plasmafasern stehen, so greift man schwerlich fehl, wenn man in ihnen Stücke der aufwärts wachsenden O. minor-Zweige erblickt, welche aber noch keinen Zusammenhang mit den abwärts wachsenden Trochlearisfasern erreicht haben. Besonders auf 725 I 1 sieht man drei solcher Zellen in Zusammenhang, und auf den letzten Schnitten (724 IV 7 und vor-

hergehende) kann man sich davon überzeugen, dass solche kurze Stücke in der That zum System des O. minor gehören, da sie unmittelbar mit seinem schräg durchschnittenen Stamme in Verbindung stehen.

Auf der linken Seite treten die Trochlearisfasern etwas gesonderter aus dem Chiasma hervor, so dass eine Platte nicht auftritt. Dafür aber sieht man, dass, während drei oder vier Fasern als directe Verlängerung der Chiasmafasern aus dem Medullarrohr austreten, eine andre Faser drei Schnitte vorher und wesentlich tiefer als die übrigen das Medullarrohr verlässt, also den Eindruck hervorruft, als sei sie nicht aus dem Chiasma hervorgegangen. Leider kann man dieselbe innerhalb des Medullarrohres nicht weiter verfolgen, und da sie in sehr spitzem Winkel aus dem Medullarrohr hervortritt, so braucht man auch nicht zu schließen, dass sie etwa aus Ursprungszellen herstamme, welche mit denen des Chiasmas nicht direct zu thun hätten; aber ich halte es doch für wichtig, auf dieses Factum des gesonderten Austritts hinzuweisen, da wir im weiteren Verfolg unsrer Darstellung ein sehr viel klareres Bild einiger Fasern bekommen werden, deren Austritt viel weiter vom Chiasma entfernt liegt, und die durchaus den Verdacht erwecken, nicht desselben Ursprungs mit den Chiasmafasern zu sein.

Diese verschiedenen proximalen Fasern gehen meist einzeln in welligem Verlauf abwärts bis auf die Hälfte der Höhe des Medullarrohres. Dort erscheinen einzelne größere Kerne mit graugelblichem dickerem Plasmastrange, welche, verfolgt man die Schnitte bis zu 724 IV, wiederum in Zusammenhang mit dem O. minor stehen — so dass auch auf dieser Seite aller Wahrscheinlichkeit nach ab- und aufsteigende Fasern des Trochlearis und des O. minor sich mischen oder an einander schließen — wobei ich dahingestellt lasse, ob nur ein Neben-Einander entsteht, oder ob eine wirkliche Faserverbindung Platz greift.

Ein 21 mm langer Embryo, XXVII 637, zeigt das Chiasma in normaler Weise; es ist aber bemerkenswerth, dass die es bildenden Nervenfasern ziemlich deutlich unterscheidbar sind, so dass man nicht annehmen dürfte, dieselben bildeten ein Syncytium oder die Fasern bildeten eine gemeinsame Masse. Nur sind die einzelnen Fasern nicht auf größere Strecken verfolgbar. Einzelne langgestreckte Kerne sind den Fasern beigemischt, hie und da scheinen

sie auch mit ihnen auszutreten, wenigstens ihrem Austritt sich in großer Zahl zuzudrängen. Ob die ausgetretenen Fasern eigne Kerne besitzen, ist bei diesem Embryo noch schwieriger festzustellen, da die Schnitte, etwas horizontaler geführt, als bei andern, die austretenden Fasern schräg treffen und somit nur kleine Stücke derselben beobachten lassen. Durch diesen Umstand kann man aber auch feststellen, dass eine beträchtliche Anzahl vereinzelter oder zu zweien und dreien verbundener Fasern neben einander austreten, nicht ein zusammengefasstes Bündel aller Fasern; die Fasern lassen sich wiederum verfolgen bis zur halben Höhe des Medullarrohres, — da verschwinden sie; aber da die Schnitte horizontaler ausgefallen sind, so lässt sich schwer feststellen, wie weit die feinsten Faserenden vorgedrungen sind.

Aus demselben Grunde eignet sich dieser Embryo weniger zur Ermittelung, wie weit die aufsteigenden Zweige des O. minor dorsalwärts vorgedrungen sind: man sieht sie aber als Kettenfasern mit gelblich-grauem Plasma und beträchtlich großen Kernen inmitten des Mesenchyms und kann sie von dem quer durchschnittenen Stamm des O. minor abgehen sehen.

Bemerkenswerth bei diesem Embryo ist, dass der ursprünglich vom G. mesocephalicum zum Ectoderm sich bildende dicke Zellstrang in drei kleinere Placoden zerfallen ist, die in der Nähe des Ectoderms und des Obliquus superior gefunden werden.

Der Embryo XXVII 650 von 23 mm Länge ist einer der interessantesten aller Embryonen, die ich auf die Entwicklungsverhältnisse des Trochlearis untersucht habe.

Zunächst erlaubt der Conservirungszustand wiederum die Constatirung der Thatsache, dass das Chiasma aus einzelnen von einander getrennten Fasern besteht, die in einem sehr spitzen Winkel sich kreuzend, über das Dach des Isthmus von einem Antimer zum andern ziehen und im andern austreten. Über den Ursprung dieser Fasern ist es immer schwer, irgend eine bestimmte Angabe zu machen, da der sog. Randschleier (His) überall aus solchen Fasern besteht, die, gleichzeitig von radiär gestellten Gerüstfasern durchzogen, keine Möglichkeit der Beobachtung des individuellen Faserverlaufs gewähren. Indessen verhilft eine Anormalität des vorliegenden Embryos dieser Frage zur Lösung und erlaubt nicht nur die Feststellung eines relativen Ursprungsortes zweier Fasern, sondern zugleich die Consta-

tirung andrer sehr wichtiger Thatsachen. Es mag desshalb gestattet sein, den Thatbestand im Einzelnen ausführlich darzustellen.

Auf XXVII 660 I 1 sieht man den vorderen Rand des Chiasma, an welchem dünner gestellte Medullarzellen noch die ganze Breite der Dachlamelle des Isthmus einnehmen. Einzelne Chiasmafasern sieht man aber bereits von der linken Seite zwischen diese Zellen eindringen. Auf dem nächsten Schnitt vermindert sich die Zahl der Zellen auf der oberen Hälfte der Dachlamelle, vermehrt sich aber die der von links her das Dach durchziehenden Fasern, welche indessen noch nicht auf die rechte Seite hinübergetreten sind. Der dritte Schnitt weicht nicht wesentlich vom vorigen ab, der vierte zeigt nur wenige Nerven auf der Oberseite, dafür aber beträchtlich mehr Fasern, die nun schon über die Mitte hinaus auf die rechte Seite hinübergreifen, der fünfte fast nur Fasern, die über das ganze Dach hinüberziehen und sich mit einigen langgestreckten Kernen untermischt zeigen, ebenso der sechste; der siebente zeigt wiederum mehr Fasern nach der rechten Seite, links aber dafür den Austritt des proximalen Trochlearis in einem dichteren Bündel verklebter Fasern, ebenso der achte, während der neunte, neben noch weiteren links austretenden, auch den Anfang der rechts austretenden Fasern enthält, die auf dem zehnten in größerer Zahl, aber zugleich in größerer Sonderung zu sehen sind. Auch auf II 1 und 2 treten diese Fasern nach rechts aus, aber auf dem Schnitt II 3 gewahrt man einen Befund, der in Erstaunen setzt, denn er zeigt Fasern, welche aus dem unterhalb des austretenden Trochlearis liegenden Randschleier hervortreten, die Fasern dieses proximalen Trochlearis durchsetzen und auf dem Schnitt II 4 zunächst dorsalwärts, dann aber in großem Bogen über das Dach des Isthmus hinweg auf die linke Seite hinabsteigen und bis auf die untere Hälfte des Medullarrohres gesondert zu verfolgen sind. Taf. 21 Fig. 7 sind diese Fasern in ihrem Verlauf abgebildet. Man kann ihren Ursprung auf dem rechten Randschleier noch eine Strecke weit verfolgen, — es sind 4 oder 5 einzelne neben einander austretende Fasern, die aber nach dem Durchtritt durch die rechts austretenden Trochlearisfasern sich zu zwei stärkeren Fasern zusammenfügen und neben einander den Lauf über das Dach des Isthmus antreten. Auf der Höhe des Daches scheint die eine Faser aufzuhören, die andre setzt ihren Lauf fort, liegt aber nicht immer in demselben Schnitt, da ihr Lauf gewellt

ist, so dass immer nur einzelne, mehr oder weniger lange Stücke in einem Schnitte gelegen sind. Auch ist ihre Gesammtrichtung von hinten nach vorn gegeben, so dass ihr Anfang auf 660 II 4, ihr wahrnehmbares Ende aber auf 658 III 10 in der Höhe der unteren Hälfte des Medullarrohres, aber näher dem Ectoderm, als dem Medullarrohr aufgefunden wird. Die Fasern haben also 45 Schnitte von 5 μ Dicke durchlaufen, dabei häufig sehr wellige Conturen aufweisend, in ihrem ganzen Laufe aber findet sich kein einziger ihnen angehöriger Kern!

Verfolgen wir nun den eigentlichen Trochlearis, wie er typisch aus dem Chiasma hervortritt, zunächst auf der linken Seite, 660 I 7. Wie ich schon erwähnte, sind die Fasern anfänglich zu einem dickeren, kernlosen Bündel verklebt. Auf dem achten Schnitt sieht man auch hier einen Zustand, als wollte eine Faser aus dem Medullarrohr desselben Antimers sich dem Faserbündel des Chiasmas beimischen, — aber der Befund ist zu unklar, als dass er mit Sicherheit so gedeutet werden könnte, zumal da diese austretende Faser ein Stück einer Gerüstfaser sein könnte. Auf den vorhergehenden Schnitten 660 I 6 und 5 sieht man noch das verklebte Bündel sich fortsetzen, zugleich aber beginnt es, sich in einzelne kernlose Fasern zu sondern, die auf 660 I 1 bereits auf der halben Höhe des Medullarrohres angekommen sind. Hier treffen sie auf einige von unten her aufsteigende Kettenfasern mit großen spindelförmigen Kernen, die sich den absteigenden kernlosen Fasern so beimischen, dass man nicht mehr unterscheiden kann, ob sie in einander münden oder nur neben einander verlaufen. Diese Kettenfasern machen wiederum einen von den absteigenden kernlosen proximalen Fasern verschiedenen Eindruck, das Plasma ist grauer als das dieser, und die Beschaffenheit der Kerne durchaus diejenige, welche wir an den Zweigen des O. minor kennen lernten, ehe noch proximale Fasern des Trochlearis aus dem Chiasma hervortreten. Dass aber diese aufsteigenden Fasern wirklich dem System des O. minor zugehören, lehren die Schnitte 659 II 2 und 3, wo man sie auf das Deutlichste im Zusammenhange mit dem zwischen dem Stamme des O. major und dem Bauch des Obliquus superior dahinziehenden Strange des O. minor erblickt. Auf den dicht vorhergehenden Schnitten findet sich die eine Placode des G. mesocephalicum, dem Ectoderm angelagert, schräg über dem Obliquus superior; Faserbeziehungen zum O. minor konnte ich nicht feststellen.

Durchaus ähnlich verhält sich die rechte Seite. Auch da tritt

der proximale Trochlearis kernlos mit einer Anzahl theils verklebter, theils freier Fasern aus und begegnet den aufsteigenden kerntragenden O. minor-Zweigen auf der halben Höhe des Medullarrohres, deren Zusammenhang mit dem O. minor-Stamm zwar nicht constatirt werden konnte, was aber durchaus nicht beweist, dass er nicht existirt hätte. Auch die Placode liegt an der gleichen Stelle wie auf der linken Seite.

Embryo XXVII 665, gleichfalls 23 mm lang, zeigt ein bereits faserreicheres Chiasma mit eingestreuten länglichen Kernen zwischen seinen Fasern. Auf 676 II 8 und 9 treten beide Trochlearis aus dem Chiasma hervor mit kernlosen, zu mehreren dichteren Strängen verklebten Fasern, die sich bald darauf zu zahlreicheren dünneren Strängen auflösen, dabei aber schon nach 4 Schnitten aufsteigende kernhaltige Zweige des O. minor zwischen sich aufnehmen. Wer nun weiter verfolgt, wie zahlreich und voluminös diese aufsteigenden Zweige sind, wie viel größer auch viele ihrer Kerne sind, als diejenigen, welche zwischen den Chiasmafasern sich finden und event. aus dem Medullarrohre hätten austreten können, wer ferner in Betracht zieht, dass diese distalen Fasern sich über 50—60 Schnitte erstrecken und mehrfach in directer Verbindung mit dem O. minor stehen, der wird schwerlich bezweifeln, dass diese distalen Fasern, deren Ausläufer sich den proximalen Fasern des Trochlearis beimischen, einen andern Ursprung haben, als eben die proximalen, welche nachweislich aus dem Medullarrohr hervorwachsen und anfänglich durchaus kernlos sind.

Auf der rechten Seite liegen die Verhältnisse durchaus ähnlich, wie auf der linken. Die Placoden befinden sich auf beiden Seiten an den typischen Stellen, links aber scheint die Placode 674 I und 673 III nach vorn auszuwachsen, als wollte sie einen selbständigen Nervenstamm entwickeln.

Embryo XXVII 678 von 24 mm Länge bietet uns nun Gelegenheit, ein weiteres sehr wichtiges Verhältnis feststellen zu können.

Das Chiasma treffen wir auf 687 II 7—III 6, es nimmt also neun 5 μ breite Schnitte ein und zeigt entsprechend viel Fasern, die durch einander laufend, einzeln nicht zu verfolgen sind. Wesentlich zahlreicher geworden sind aber die zwischen den Fasern sich findenden Kerne; vielfach zeigen sie die bekannte

längliche Gestalt, eine beträchtliche Zahl aber erscheint oval, ja auch rundlich, und gleicht durchaus den in den Randschleier vorgedrungenen Medullarkernen. Verfolgt man nun die aus dem Chiasma austretenden Trochlearisfasern, so gewahrt man, dass ähnlich wie zwischen den Fasern des Chiasmas auch zwischen den Trochlearisfasern sich solche Kerne vorfinden, und wird zu der Annahme gedrängt, dass diese Kerne aus dem Medullarrohr nachträglich in die Wurzeln des Trochlearis eingewandert seien. Zu dieser Annahme berechtigen die folgenden Thatsachen (Taf. 21 Fig. 8*a* und *b*).

Man erkennt, dass die Längsrichtung der ovalen und noch mehr der bereits cylindrisch gestalteten Kerne an der Wurzel der Trochlearisfasern mit der Austrittsrichtung dieser Fasern übereinstimmt, und sieht, dass die cylindrisch gestalteten sich besonders in der Nähe dieser Fasern finden. Offenbar wird auf sie ein gewisser Zug ausgeübt, der mit dem Austritt und Auswachsen dieser Fasern zusammenhängt. Nun ist es freilich wahr, dass auf den meisten Schnitten, welche z. B. die rechte Trochlearis-Wurzel treffen, die sich den Fasern beimischenden Medullarkerne nicht über die Peripherie des Medullarrohres hinaus gelagert sich vorfinden: aber auf den Schnitten 687 III 6—9 sieht man mit voller Klarheit eine gar nicht geringe Anzahl solcher Kerne bereits außerhalb der Peripherie des Medullarrohres innerhalb und zwischen den eigentlichen Trochlearisfasern. Da zwischen diesen und den benachbarten Kernen innerhalb des Medullarrohres keine Lücke sich findet, so darf man wohl schließen, dass die Kerne der Trochlearisfasern bereits aus dem Medullarrohr ausgetreten und vorgeschoben sind, und dass weitere Medullarkerne auf demselben Wege möglicher Weise weiter an und zwischen die Fasern des Trochlearis gelangen könnten.

Bemerkenswerth ist aber das folgende Factum. Während die Fasern des Trochlearis durch das Chiasma hindurch von einem Antimere zum andern ziehen und erst im andern austreten, scheinen die Kerne, welche zwischen sie treten, aus eben diesem andern Antimere zu stammen, also nichts mit dem Ursprunge der Fasern zu thun zu haben. Betrachtet man unbefangen die abgebildeten Schnitte, so empfängt man den Eindruck, dass die Wucherung der Medullarzellen, seien sie nun Spongioblasten oder etwas Andres, in der Nähe des Austritts der Troch-

learisfasern etwas stärker vor sich geht, als in der weiteren Umgebung, und dass diese Zellen sich zum Ein- resp. Austritt in die Trochlearis-Wurzeln zusammendrängen. Besonders auf Schnitt III 9 sieht man fünf solcher Kerne wie eine Kette an einander gedrängter Perlen zwischen den Fasern der Trochleariswurzel und kann weiter draußen sogar einen länglichen Kern wahrnehmen, welcher nun bereits als ein die Fasern definitiv begleitender Kern anzusehen ist. Weiter hinab habe ich mit Sicherheit keine Medullarkerne an den Trochlearisfasern unterscheiden können — was von Kernen ihnen anlagert, können ebenso gut Elementen des Mesenchyms angehören. Wenige Schnitte später aber (688 I 4 und 5) trifft man nun schon auf dicke, mit reichem graugelb gefärbtem Plasma und beträchtlich größeren spindelförmigen Kernen versehene aufsteigende Fasern, die dem System des O. minor angehören, kann aber auch hier nicht entscheiden, ob diese Fasern sich mit den absteigenden Trochlearisfasern verbinden resp. verschmelzen, oder ob sie sich ihnen nur anlegen und gemischte Bahnen herstellen (Taf. 21 Fig. 9*a*—*c*).

Auf der linken Seite scheinen ähnliche Beziehungen zwischen austretenden Trochlearisfasern und Medullarkernen statt zu haben, aber die Bilder sind weniger entschieden und klar. Nur kann man auf 688 I 1 und 2 gleichzeitig eben aus dem Chiasma austretende Trochlearisfasern und ihnen bereits über die halbe Höhe des Medullarrohres entgegenwachsende O. minor-Zweige sehen, welche durchaus den Eindruck machen, als legten sie sich den Trochlearisfasern dicht an. Letztere scheinen keinen Kern zu besitzen auf der Strecke dicht vor dem Austritt aus dem Chiasma bis zum Begegnen mit den O. minor-Zweigen, während die letzteren sofort die charakteristischen großen Kerne und das dicke graugelb gefärbte Plasma erkennen lassen, welches von dem rein gelben Plasma der Trochlearisfasern stark absticht.

Prüfen wir nun das Verhalten der aufsteigenden O. minor-Zweige auf der rechten Seite in den Einzelheiten, so tritt uns gleich wieder die Voluminösität derselben im Vergleich zu den schmaleren Trochlearisfasern entgegen selbst da, wo letztere, wie an der Wurzel und ihren basalen Theilen, mit einander verklebt erscheinen. Schon auf 687 II sehen wir einzelne solcher spindelförmiger Kerne mit plasmatischen Ausläufern nach beiden Seiten mitten im Mesenchym gelegen, können aber nicht constatiren, ob sie vereinzelt sind oder Theile von Kettenfasern bilden. Auf 687 III 1 sehen wir freilich

einen beträchtlich starken Zweig unmittelbar vor dem zwischen O. major und Obliquus superior gelegenen Stamm des O. minor schräg das Mesenchym durchsetzen und dorsalwärts durch mehrere Schnitte hindurch dem Trochlearis entgegen ziehen, den er auf 688 I 4, also nach dreizehn Schnitten von 5 μ auf der halben Höhe des Medullarrohres erreicht, zwischendurch freilich noch andre kleinere Kettenfasern abgebend, die sich hie und da im Mesenchym bemerkbar machen. Auf den nächsten beiden Schnitten sieht man dann neben einander zwei sehr kräftige O. minor-Zweige in derselben Richtung und könnte allein schon an diesen drei Zweigen mehr Volum constatiren, als an dem ganzen Trochlearis derselben Seite. Auch beweisen die zahlreichen und großen Kerne dieser O. minor-Zweige, dass sie nicht aus den bis dahin kernlos verlaufenden, nur an der Wurzel mit eben austretenden kleineren Medullarkernen versehenen Trochlearisfasern hervorgegangen sein können, so dass aus all diesen Gründen wohl als festgestellt angesehen werden kann, dass die dicken kernhaltigen Kettenfasern sich dem Trochlearis zwar beimischen, aber ursprünglich nichts mit ihm zu thun haben.

An diesem Embryo habe ich noch keinen Nerven am Obliquus superior mit Sicherheit nachweisen können; aber ich bin mir der Schwierigkeit, unter den vielen Mesenchym-Elementen klar zu sehen, zu bewusst, um darauf besonderen Nachdruck zu legen.

Dagegen ließ ich auf beiden Seiten die Placode des G. mesocephalicum in absonderlicher Ausbildung erkennen: sie erzeugt nämlich Nervenfasern, wie andre Ganglien. Zunächst sieht man, dass im Inneren eine Fasermasse sich ausgebildet hat, die außen von den Zellkernen umgeben wird. Auf der linken Seite kann man dann diese Fasern über die Grenzen der Placode frontalwärts weiter verfolgen, wie sie an das benachbarte Ectoderm herantreten und sogar — genau wie andre sensorische Nerven — zwischen die Zellen des Ectoderms eintreten, darin eine kurze Strecke vordringen und dann an einer Wucherung der Ectodermzellen, welche, nach innen vorspringend, die Gestalt und Anlage einer Sinnesknospe gewinnt, ein Ende nehmen. Auf der rechten Seite findet sich weder eine solche Sinnesknospe, noch auch ein Nervenstamm, der als eine Fortsetzung der im Innern der Placode sich bildenden Fasern erschiene. Die Placode bleibt vielmehr isolirt.

Der nächste Embryo XXVII 693 von 25 mm Länge gibt wiederum höchst bemerkenswerthe Aufschlüsse.

Das Chiasma findet sich auf 701 III; zwischen seinen Fasern finden sich wenig oder gar keine Medullarzellen, jedenfalls keine cylindrischen. Erst dicht vor dem Austritt der Trochlearisfasern häufen sich einige ovale Kerne an, einige wenige treten in die Austrittspartie derselben ein und zeigen dann freilich, besonders auf der linken Seite, die cylindrische Gestalt. Es sind schon recht zahlreiche Fasern, die man links austreten sieht (701 IV 1 und 2); ihre rein gelbe Färbung sticht ins Orangegelbe, da sie ziemlich dicht an einander gelagert, fast verklebt sind. Auf 701 IV 3 sieht man aber, wie sich eine wellig gekrümmte, dicke Faser mit einem großen Kern außen auf die Trochlearisfasern auflegt, und auf IV 4 enthüllt sich diese Faser sofort als einer der bereits so hoch hinauf gewachsenen, aufsteigenden Zweige des O. minor (Taf. 21 Fig. 10*a*—*c*). Ob ein kernloser Theil derselben noch höher hinaufreicht und sich schon zwischen die austretenden Chiasmafasern eingeschlichen hat, lässt sich nicht feststellen, ist aber um so weniger unmöglich, als auf IV 5 auf den Trochlearisfasern schon mehrere der großen spindelförmigen Kerne zu sehen sind, die wir als charakteristisch für die aufsteigender O. minor-Fasern kennen gelernt haben. Auf IV 6 sehen wir weitere Stücke der nackten Trochlearis- und der daran lagernden kerntragenden O. minor-Fasern; auf IV 7 nehmen letztere noch zu, ebenso auf IV 8; dann aber erhalten wir auf IV 9 ein Bild, welches besondere Bedeutung gewinnen dürfte, denn wir sehen einen der dicken O. minor-Zweige selbständig und ganz nach Art der sensiblen Nervenwurzeln auf der oberen Seite des Medullarrohres in dasselbe hineindringen und seine plasmatischen Fasern darin nach oben, unten und innen ausbreiten (Fig. 10*a*).

Es ist ja nicht ausgeschlossen, dass eine aberrirende Faser des Trochlearis an dieser Stelle des Medullarrohres ausgetreten sei, auf ihrem Wege eine aufsteigende Kettenfaser gefunden habe und von ihr bis an das Medullarrohr begleitet worden sei, denn die Stelle, an der die Fasern mit dem Medullarrohr zusammenhängen, liegt 10 Schnitte hinter der Austrittsstelle des Trochlearis. Auch auf der rechten Seite sieht man ein ähnliches Verhältnis. Nur 7 Schnitte hinter dem Austritt des rechten Trochlearis trifft man gleichfalls auf eine gesonderte Wurzel, deren Fasern in ähnlicher Weise innerhalb der Circumferenz des Medullarrohres, genauer des Randschleiers sich ausbreiten; einige Kerne liegen dieser Faser an, von der es gleichfalls

zweifelhaft bleibt, ob sie eine aberrirende austretende Trochlearis- oder eine aufsteigende und eintretende O. minor-Faser ist. Verfolgt man diese beiderseitigen kerntragenden Fasern durch 30 bis 40 weitere Schnitte caudal- und ventralwärts, so trifft man auf eine größere Zahl von Theilungen und Verästelungen, die alle auf den Stamm des O. minor zurückführen.

Das Vorkommen dieser isolirten, mit dem Trochlearis verbundenen Wurzelfasern ist sicherlich von hohem Interesse, weil es den Zweifel unterstützt, ob die Kettenfasern, die vom O. minor dorsalwärts aufsteigen und sich den absteigenden Trochlearisfasern anschmiegen, nicht ursprünglich wirkliche Fibrillen-führende sensible Nervenfasern darstellten, welche nur nachträglich zu ausschließlich Scheidenzellen führenden Gebilden herabgedrückt worden sind. Müsste man annehmen, dass doch nur aberrirende Austrittsstellen eigentlicher Trochlearisfasern vorliegen, so bleibt es auffallend, dass man dieselben nicht bis zum Chiasma verfolgen kann. Ähnliche Fälle treffen wir bei *Scyllium catulus*-Embryonen an, bei denen freilich ein Zusammenhang mit Chiasma-Fasern constatirt werden kann, wie weiter unten dargestellt werden wird.

Es ist nun bemerkenswerth, dass es mir auch bei diesem Embryo nicht gelungen ist, einen einzigen distalen Zweig des Trochlearis nachzuweisen, der zum Obliquus superior ginge: sie liegen alle darüber am Stamm des O. minor, keiner kreuzt denselben in der Weise, dass seine Fasern an ihm vorbei in den Rand des Obliquus mündeten.

Dagegen trifft man auf beiden Seiten wohl entwickelte Placoden. Rechts liegt die Placode am typischen Ort zwischen Obliquus superior und Ectoderm: sie entsendet einen deutlichen Nervenfaserstrang an das letztere, den man auf einigen 20 Schnitten neben dem Ectoderm verfolgen kann, dann tritt er nach Art der Schleimcanalnerven zwischen die Ectodermzellen und kann später nicht mehr mit Sicherheit unterschieden werden. Auf der linken Seite liegt die Placode nicht zwischen Obliquus superior und Ectoderm, sondern unterhalb des Obliquus: sie bildet Fasern in ihrem Inneren, aber kein Nervenstamm geht von ihr an das Ectoderm.

Am Schluss dieses Theils meiner Arbeit fand sich noch ein Embryo XXVII 861 von 26 mm Länge, den ich sagittal schneiden ließ. Dabei ergab sich der folgende Thatbestand.

Der Obliquus superior findet sich mit dem Hauptheil seines

Bauches in einer Linie, welche zwischen Nase und Mund beginnend den Opticus durchzieht. Der Verbindungsstrang zur Mandibularhöhle resp. zum Rectus externus ist noch vorhanden, zeigt sogar hie und da noch Spuren des ursprünglichen Lumens. Der Ophth. superficialis major dehnt seinen ganglionären Abschnitt bis beinah an den Beginn des Bauches des Obliquus superior aus, über den hinweg in schön geschwungenem Bogen der eigentliche Strang des O. major nach vorn zieht, dabei aber eine Anzahl Zweige an das Ectoderm abgibt, von dem der Stamm selbst sich schon beträchtlich zurückgezogen hat. Dem Rectus externus-Querschnitt liegt das G. Gasseri mit seinem äußeren Theil an. Je weiter proximalwärts die Schnitte fallen, um so größere Abschnitte des uns hier am meisten interessirenden Ophthalmicus minor kommen zum Vorschein, und zwar liegen Theile des Längsstranges zwischen dem Obliquus superior-Bauch und dem O. major. Verfolgt man von hier auf 864 III 1 den O. minor, so stellt er sich folgendermaßen dar. Auf 865 I 2 geht der Stamm vom G. Gasseri aus, wenige Schnitte außerhalb von dem G. mesocephalicum, welches dicht an das G. Gasseri herangerückt ist, so dass keine Commissur zwischen beiden besteht. Auf 864 III 7 geht ein Zweig dorsalwärts unter dem Anfang des O. major-Ganglions. Auf 864 III 6 geht ein weiterer Zweig unter dem Ende des ganglionären Abschnitts des O. major ab, nach innen und dorsalwärts gerichtet. Der Hauptstrang des O. minor läuft weiter nach vorn, bildet mehrfache Zweige und Maschen (864 II) und verliert sich in der Nähe des weiter vorwärts wachsenden O. major im Mesenchym resp. in der Nähe des Ectoderms oberhalb der Nasengruben. Die Zweige, welche uns hier am meisten interessiren, sind die, welche zuerst vom Stamme abgehen und innerhalb des ganglionären Theils des O. major durch das Mesenchym in die Sattelhöhle laufen. Denn innerhalb der Sattelhöhle erreichen diese Zweige eine solche Ramification nach allen Richtungen, wobei sie sich mit den absteigenden Zweigen des Trochlearis verbinden, dass man ein förmliches Netzwerk — ich möchte fast sagen: ein nervöses Wundernetz — vor sich sieht, dessen Bedeutung gänzlich räthselhaft bliebe, ließe sich sein Zustandekommen nicht Schritt vor Schritt controlliren, wie wir es im Anfang dieses Abschnitts gethan haben. Dieses Netzwerk findet sich ungefähr an denselben Localitäten, wo bei *Torpedo*-Embryonen die ganglionartigen Reste der Trigeminusplatte gefunden werden — wesshalb denn auch bei mir der Verdacht immer wieder erwacht, als könnten celluläre Reste der Trigeminusplatte

auch bei den Squaliden uncontrollirbar sich den Mesenchym-Elementen der Sattelhöhle beimischen und erst zu weiterer Thätigkeit gelangen, wenn die Zweige des O. minor in die betreffenden Localitäten gerathen, um sich mit diesen gemuthmaßten Elementen zu verbinden. Vergleicht man nun dieses Netzwerk von Fasern — es ist wesentlich in der Richtung dorso-ventralwärts, nicht caudo-oralwärts entwickelt, obwohl auch einzelne Fasern in dieser Richtung anzutreffen sind — mit dem nach vorn auswachsenden Strange des O. minor und seinen Zweigen, so wird man kaum einen Unterschied in der Composition und äußeren Erscheinung derselben sehen und schwerlich glauben, man habe es bei Beiden mit verschiedenwerthigen Erscheinungen zu thun. Diese Betrachtung ist aber desshalb so wichtig, weil man fragen muss, ob dies vom O. minor ausgehende, eventuell mit latent gebliebenen, im Mesenchym aufgespeicherten Elementen der Trigeminusplatte vermischte System kern- und zellenhaltiger Fasern Anspruch darauf erheben kann, als sensible Nervenfasern betrachtet zu werden, sei es auch nur in rudimentärem Zustande, oder ob all diese kernhaltigen Fasern ausschließlich dazu bestimmt seien, nur Schwann'sche Kerne für die nicht vom Chiasma herabsteigenden Trochlearisfasern zu liefern. Diese Frage, in gewissem Sinne die Hauptfrage dieser ganzen Untersuchung, drängt sich immer von Neuem auf und sie wird uns auch wieder entgegen treten, wenn wir jetzt die Verhältnisse andrer Squaliden wie *Pristiurus* und besonders *Scyllium catulus* kennen lernen werden.

Zusammenfassung.

Das Maschenwerk, aus dem der Ophth. minor hervorzugehen hat, ist bei *M. vulgaris* noch complicirter als bei *M. laevis*, es gehen aus demselben drei Längsstämme hervor, einer unterhalb, ein mittlerer innen vom O. major, aber ziemlich gleich gerichtet, der dritte nach oben und innen gerichtet. Aus diesen drei Stämmen gehen die Kettenfasern für den Trochlearis hervor, dessen Austreten aus dem Chiasma, wie es scheint, zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Ehe es dazu kommt, löst sich der Zellstrang, welcher das Ganglion mesocephalicum mit der ectodermalen Schleimcanal-Einstülpung verbindet, von dieser ebenso wohl wie vom Ganglion selbst ab und theilt sich wie bei *M. laevis* in zwei, mitunter auch in drei kleinere Placoden, welche wiederum in der Umgebung des M. obliquus superior herumwandern, aber selbständig Ganglien-

zellen und Nervenfasern produciren, die sich gelegentlich mit Zweigen des O. minor verbinden.

Die Trochlearisfasern kann man innerhalb des Chiasma nicht isolirt verfolgen, zumal da sie schräg von unten nach oben im Isthmus verlaufen und desshalb nicht auf einem und demselben Schnitt verfolgt werden können. Sie treten von unten und hinten in das Dach des Isthmus ein, durchqueren es und treten etwas nach vorn und unten wieder aus. Es ist fraglich, ob sie bei ihrem Austritt von Zellen des Medullarrohres begleitet werden, wie es oft genug den Anschein hat in Stadien, in denen noch keine Kettenfasern vom O. minor her bis auf die Höhe des Chiasma oder überhaupt auf den proximalen Theil des Trochlearis gelangt sein können.

Bei einem 23 mm langen Embryo gelangt eine merkwürdige Anomalie zur Erscheinung, die zugleich den Ursprungsort der Trochlearisfasern erkennen hilft. Es findet sich nämlich ein kleines Bündel von Fasern, welches auf der Seite des Isthmus, unterhalb der Austrittsstelle des proximalen Hauptstranges, getrennt austritt, diesen Hauptstrang von unten nach oben durchsetzt, um dann dorsalwärts in großem Bogen über das Dach des Isthmus hinweg auf die andre Seite hinüberzuziehen und dort hinabzusteigen, wo man seine Fasern deutlich verfolgen kann bis auf die Höhe der unteren Hälfte des Medullarrohres, aber näher dem Ectoderm als dem Medullarrohr. Vom Austritt aus dem Medullarrohr an bis zu ihrem wahrnehmbaren Ende befindet sich kein Zellkern an diesen Fasern!

Bei Embryonen von 24 mm Länge trifft man wieder auf Bilder, welche es wahrscheinlich machen, dass außer den vom O. minor herkommenden aufsteigenden Kettenfasern, welche die Trochlearisfasern mit Scheidenkernen versorgen, auch Medullarzellen beim Austritt des Trochlearis sich ihren Fasern beimischen, wobei zu beachten bleibt, dass diese Zellen aus demselben Antimere herstammen, aus welchem der Trochlearis nach Durchlaufen des Chiasma austritt, nicht aus dem anderseitigen.

Die aufsteigenden Kettenfasern sind wesentlich voluminöser, als die absteigenden kernlosen Trochlearisfasern; sie scheinen sich oft auf letztere aufzulegen, als Fasern an ihnen in die Höhe zu steigen; es fand sich sogar ein Fall, wo auf jeder Seite des Medullarrohres je eine beträchtliche aufsteigende Kettenfaser ganz nach Art sensibler Wurzelfasern in das Medullarrohr eindrang und sich darin auszubreiten schien! Keine Spur einer austretenden Trochlearis-

faser fand sich in der Nähe. Diese Kettenfasern konnten bis auf den Stamm des O. minor zurückverfolgt werden.

Da die Kettenfasern so zahlreich sind, dass sie in der Sattelhöhle sich maschenförmig verbinden, erneuert sich der Verdacht, dass auch wirkliche sensible Zweige zwischen ihnen befindlich seien.

Bei *M. vulgaris* gelang es nicht, Kettenfasern zu beobachten, welche vom O. minor zum Bauch des Obliquus superior gehen. Bei *Pristiurus* ist das die Regel.

Pristiurus.

Da die Bildung der Neuromeren und die der Trigeminusplatte bei *Pristiurus* keine irgendwie wichtige Veränderung gegenüber *Mustelus* und andern Squaliden zeigen, so übergehe ich die Darstellung der jüngeren Stadien und beginne mit einem

Embryo von 10 mm, II 7. Dieser sagittal geschnitten, zeigt noch keinen Anfang zur Bildung eines Ophthalmicus minor, wohl aber einen beträchtlichen zelligen Verbindungsstrang zwischen G. mesocephalicum und Ectoderm, der, wie es scheint, dicht vor der Ablösung von letzterem steht, also die Placodenbildung einleitet.

Embryo von 12 mm, II 1, sagittal. Auf 2 II 5—9 sieht man einen schmächtigen O. minor von der oberen Ecke des G. Gasseri ausgehen, den Lauf des O. major schräg kreuzen und mit feinen Zweigen dorsalwärts im Mesenchym enden. Die Zweige scheinen nur aus wenigen Zellen zu bestehen, deren spindelförmige Kerne sich leicht vom Mesenchym unterscheiden. Auf der andern Seite 5 IV 1 geht der O. minor gleichfalls schräg dorsalwärts vom G. Gasseri und gibt feine Zweige ins Mesenchym ab.

Embryo von 14 mm, II 10, sagittal. Man findet die verschiedenen Zweige des O. minor im Mesenchym unregelmäßig vertheilt bis in die Tiefe, wo sie dem Oculomotorius begegnen. Vom Chiasma resp. proximaler Trochlearis-Bildung noch keine Spur.

Embryo von 14,5 mm, II 166, sagittal. Dieser Embryo ist dadurch auffällig, dass der O. minor auf beiden Seiten nur als ein kurzer Stummel an der oberen äußeren Ecke des G. Gasseri zu erkennen ist. Weder ein dem O. major paralleler Strang, noch auch Zweige existiren, die ja von diesem Strange hätten ihren Ursprung

nehmen müssen. Wir haben es offenbar mit einer Hemmungsbildung zu thun, deren Vorkommen um so interessanter ist, als wir später einen ähnlichen Fall kennen lernen werden, der wichtige Schlüsse erlaubt.

Embryo von 15 mm, II 66, sagittal. Dieselben Verhältnisse wie bei Embryo von 14 mm. Wichtig ist zu bemerken, dass auch einzelne Faserzellen vom Stamme des O. minor ventralwärts, also in der Richtung des unter ihm liegenden oberen Zipfels der Mandibularhöhle abgehen — aus welchem Zipfel bekanntlich der spätere Obliquus superior hervorgeht.

Embryo von 15,5 mm, II 159, sagittal. Zeigt eine Spaltung des neben und unter dem O. major laufenden O. minor, wodurch der untere Zweig in nähere Lage zum Obliquus superior gebracht wird. Die Ausdehnung der dorsalen Zweige ist nicht beträchtlich.

Auf 164 I 3 und 4 sieht man bei diesem Embryo bereits die ersten blassen kernlosen Fasern des proximalen Trochlearis außen vom Isthmus hinabsteigen. Es sind ganz feine hellgelbe Fäserchen, die nur da unterschieden werden können, wo sie durch den Schnitt in einer gewissen Länge getroffen worden sind. Sie scheinen noch nicht die Mitte des Sattelraums erreicht zu haben. Auch auf der andern Seite 161 II 8 kann man drei bis fünf feine gewellt verlaufende Fäserchen erkennen, die nicht mit einander verklebt zu sein scheinen. Auch auf dieser Seite reichen sie nicht bis zur Mitte des Sattelraums. Keinenfalls trifft man diese Fäserchen in irgend welchem Contact mit Zweigen des O. minor.

Im Gegensatz zu dem eben beschriebenen Embryo steht der folgende XXXIV 745 von 15 mm Länge. Der O. minor ist von außergewöhnlicher Größe und Zellreichthum, so dass er an die complicirten Gestalten erinnert, die wir bei Embryonen von *Mustelus vulgaris* kennen lernten, was vielleicht darauf deutet, dass in ihm Materialien für ein viel umfangreicheres Nervensystem angelegt wurden, als jetzt bei seiner definitiven Ausgestaltung zur Erscheinung gelangen. Wenn bei *Torpedo*-Embryonen nur geringe Andeutungen eines eigentlichen O. minor gefunden werden, die zu keiner weiteren Ausbildung führen, dafür aber die Reste der Trigeminusplatte bei Embryonen viel größer und zu complicirteren Gestaltungen führend angetroffen werden, so ist bei *Mustelus* und wie der vorliegende Embryo zeigt, auch bei *Pristiurus* diese Complication in die Anlage des O. minor übergegangen. Wir haben einen noch merkwürdigeren Fall der Art bei *Scyllium cani-*

cula kennen (vergl. pag. 252) gelernt und daraus noch deutlicher erkannt, in welchem Zusammenhang diese beiden Typen der Recapitulation ancestraler Verhältnisse der Trigeminusplatte und ihrer Derivate zu einander stehen.

Embryo von 17 mm, II 49, sagittal. Man kann diesen Embryo als ein typisches Exemplar der für *Pristiurus* geltenden Entwicklungsweise des Trochlearis und seiner Componenten ansehen; desshalb werde ich ihn etwas ausführlicher beschreiben.

Der O. minor geht in normaler Weise von der oberen äußeren Kante des G. Gasseri ab. Nähme es nicht all zu große Dimensionen an, so würde ich schon an dieser Stelle eine genauere Beschreibung der Composition des G. Gasseri versuchen und dabei zu begründen haben, wie die einzelnen Theile dieses Ganglions — auch ohne Berücksichtigung seiner späteren Beziehungen zu dem Complex des Ganglion geniculi s. facialis — schon deutliche Anzeichen von Gliederung geben, welche auf ursprünglich bestanden habende Trennung und Selbständigkeit dieser einzelnen Componenten hinweisen. Einer dieser früher wahrscheinlich selbständigen Theile ist nun auch der obere, äußere Abschnitt des G. Gasseri, aus welchem der O. minor mit seinem verzweigten Maschenwerk, seinem nach vorn laufenden Hauptstrange und seinen dorsalwärts gerichteten Zweigen hervorgeht. Der Strang des O. minor geht auf diesem Stadium in einem Winkel von etwa 36° dorsal von der Commissur des G. mesocephalicum ab, welche bekanntlich auf der Innenseite des Augapfels, aber dorsal vom Opticus und zwischen Augapfel und den einzelnen Abtheilungen der Prämandibularhöhle sich über das G. mesocephalicum hinaus zu dem Ophthalmicus profundus verlängert. Der O. minor schwingt sich dann aber in einem leichten Bogen nach vorn und findet sich in der Nähe des gleichfalls gebogenen beträchtlich stärkeren O. major. Unter dem O. minor liegt der Obliquus superior, noch mit dem Grundtheil der Mandibularhöhle, der sich zum Rectus externus umwandelt, insofern in Zusammenhang, als der lange Schlauch, dessen oberes Ende den Obliquus bildet, noch nicht ganz aufgelöst ist, sondern noch eine deutliche Brücke zwischen Zellwandung des Rectus externus-Bauch und hinterem Theile des Obliquus-Bauches bildet. Diesem Schlauch ziemlich parallel aber dorsal von ihm läuft der O. minor; es ist nun wichtig, festzustellen, dass von Zellen des O. minor Faser-Ausläufer an die Zellen des Obliquus abgehen. Mehrere dieser Aus-

läufer, welche am dorsalen Rande des Muskelbandes an verschiedenen Stellen eintreten, zeigen noch weitere Kerne dicht am Obliquus, stellen also kurze Kettenfasern vor, welche zwischen O. minor und Obliquus bestehen. Auf der Dorsalseite des O. minor gehen die üblichen Zweige — selbst wiederum verzweigt — innerseits des O. major-Stranges in das Mesenchym des Sattelraumes ab; einige dem Hauptstrange parallele Zweige liegen gleichfalls daselbst und verlieren sich im Mesenchym. Manche dieser Zweige bestehen nur aus 2—3 cylindrischen Kernen mit lang ausgezogenem Plasma, das von einem Kerne zum andern geht und Kettenfasern bildet.

Auch 53 II 3 sieht man die ersten Spuren kernloser goldgelber Trochlearis-Fasern, die seitlich vom Medullarrohr das Mesenchym durchsetzen. Es sind zwei etwas kräftigere, also wohl verklebte, und einige feine Fasern, die bis auf die Mitte des Sattelraumes verfolgbar sind, nirgends aber mit Zweigen des O. minor im Zusammenhang stehen.

Auf der andern Seite liegen die Verhältnisse des O. minor durchaus ähnlich, auch finden sich kerntragende Fasern am oberen Rande des Obliquus superior. Ein Unterschied ist nur darin zu sehen, dass zwischen den blassen kernlosen Fasern des absteigenden Trochlearis auch ein Ausläufer der O. minor-Zweige bemerkt wird, der auf dieser Seite bereits höher dorsalwärts vorgedrungen ist, als auf der andern.

Der zweite Embryo von 17 mm, II 58, auch sagittal geschnitten, zeigt auf 61 I 12 und noch einigen anderen Schnitten Ausläufer des O. minor an den Obliquus; ferner feine Fasern des Trochlearis bis herab zur Mitte und darüber hinaus des Sattelraums und dazwischen einzelne spindelförmige Kerne mit langen feinen Ausläufern: ob sich beide Elemente schon an einander geschlossen haben, war nicht festzustellen. Auf der andern Seite trifft man gleiche Zustände, nur gelang es nicht, die Ausläufer des O. minor zum Obliquus festzustellen.

Der dritte Embryo von 17 mm, II 92, ist horizontal geschnitten. Das Chiasma findet sich auf 98 III 6 und 7, offenbar noch von wenig Fasern gebildet. Der Austritt des Trochlearis auf der linken Seite liegt auf Schnitt 98 III 4. Eine nackte goldgelbe, offenbar verklebte Faser geht in welligen Biegungen vier Schnitte weit, dann treten ihre sie componirenden feinen Fasern auseinander

und laufen isolirt aber gleichfalls wellig bis auf die untere Hälfte des Medullarrohres inmitten der Mesenchymzellen; auf II 6 tritt zwischen ihnen eine graugelbliche Faser auf, die auf dem nächsten Schnitt einen großen spindelförmigen Kern trägt und sich als das am weitesten dorsalwärts vorgedrungene Stück eines O. minor-Zweiges ausweist. Auf den folgenden Schnitten winden sich noch weitere absteigende Trochlearis- und aufsteigende O. minor-Fasern durch einander, allmählich gewinnen aber die letzteren die Oberhand, besonders auch an Volum, und es lässt sich nicht mehr feststellen, ob nackte Trochlearis-Fasern zwischen ihnen vorkommen, event. ihnen so eng angeschlossen sind, dass sie wie mit ihnen verschmolzen erscheinen. Betont muss aber werden, dass auch nach dem Durchtritt der distalen, d. h. der O. minor-Zweige durch den Orbitalknorpel noch mitten im Mesenchym zwischen Orbitalknorpel und Obliquus superior-Bauch hellgelbe wellige Fasern gefunden werden, die keinen Kern zeigen und ganz isolirt laufen, z. B. 98 I 5. Aus diesen und ähnlichen Bildern ließe sich schließen, dass die absteigenden Trochlearisfasern event. auch ohne Verbindung mit aufsteigenden O. minor-Zweigen ihren Weg zum Obliquus finden — was wir denn auch später in einem besonders charakteristischen Falle bewahrheitet finden werden. Diese letzt erwähnte Faser legt sich freilich nach geraumem isolirtem welligem Verlaufe einem dicken mehrkernigen graugelben O. minor-Zweige an, der direct an den Rand des Obliquus geht und, sich an seiner Oberfläche spaltend, ihn zu umklammern sucht, dabei noch einen besondern Faserstrang auf seine Hinterseite entsendet. Auch noch weitere ähnliche O. minor-Zweige gehen auf andern Schnitten theils vom quer durchschnittenen Stamme des O. minor, theils vom vordern Theil des gleichfalls quer durchschnittenen Obliquus-Bauch durch den Orbitalknorpel dorsalwärts.

Auf der andern Seite, 98 III 7, tritt der Trochlearis hervor. Man kann ihn auf sechs weiteren Schnitten in seinem geschlängelten absteigenden Lauf verfolgen, wobei man den Eindruck hat, als sei er in zwei kleinere, neben einander laufende Fasern gespalten. Auf dem siebenten Schnitt, d. h. 98 II 12, treffen wir bereits auf eine aufsteigende Faser, mit graugelbem Plasma und zwei großen spindelförmigen Kernen; dicht neben ihr verläuft eine absteigende gelbe kernlose Trochlearisfaser: in welchem Verhältnis beide Fasern mit einander stehen, lässt sich nicht entscheiden, auch nicht auf

den benachbarten Schnitten. 98 II 11 sieht man wieder sowohl kernlose wie gekernte Faserstücke, 98 II 10 läuft ein langes Stück jener ersten Kettenfaser mit 2—3 Kernen und langen Ausläufern von einem Kern zum andern; dass diese Faser einem der aufsteigenden Zweige des O. minor angehört, erkennt man, sobald man sie distalwärts verfolgt. Sie hat also auf diesem frühen Stadium bereits den proximalen Trochlearis auf der Höhe der dorsalen Hälfte des Medullarrohres getroffen und dorthin Kerne getragen, also die Strecke zwischen Obliquus superior und Chiasma zu mehr als $^2/_3$ zurückgelegt. Auf den Schnitten 98 II und I sieht man noch mehrere ähnliche aufsteigende Fasern durch das Mesenchym hinaufziehen, so dass kein Zweifel bestehen kann, all diese kerntragenden Fasern seien ein Product des O. minor. Aber nicht nur mit dem O. minor hängen diese Fasern zusammen, man sieht sie vielmehr auch in directem Zusammenhange mit dem Obliquus superior, wie z. B. die Schnitte 98 I 8—12 erweisen, auf denen mehrere gekernte Fasern den Muskelbauch von innen und außen umspannen und in ihn einlaufen, dabei auch directen Zusammenhang mit dem O. minor zeigen. Dies Fasernetz des Obliquus superior kann also nicht von den absteigenden kernlosen Fasern des Trochlearis gebildet werden, sondern wird von den aufsteigenden gekernten Fasern des O. minor hergestellt, ehe die absteigenden Trochlearisfasern soweit abwärts vorgedrungen sind.

Embryo II 101 von gleichfalls 17 mm Länge scheint die vorstehend dargestellten Verhältnisse zu bestätigen. Auf der linken Seite tritt der Trochlearis auf 105 IV 4 aus, verläuft durch zehn Schnitte kernlos bis auf die Höhe der Grundplatte des Medularrohres — also weiter als bei dem vorigen Embryo — und trifft dann auf die erste Kernfaser. Hier ist aber kaum zu bezweifeln, dass die kernlose Trochlearisfaser sich unmittelbar an die kerntragende O. minor-Faser anschließt, denn eine andre selbständig neben der letzteren absteigende Faser ist nicht zu sehen. Die kerntragende Faser steht aber wiederum mit O. minor und Obliquus superior in Contact — entweder also findet, was das Wahrscheinliche ist, ein allmählicher Durchtritt der eigentlich leitenden Substanz der Trochlearisfaser durch die plasmatischen Partien des O. minor-Zweiges statt, oder beide Fasern verschmelzen und stellen dann erst eine einheitliche Leitung vom Chiasma zum Obliquus her.

Auf der rechten Seite freilich findet sich auf 105 IV 5 bereits ein Faserstück mit Kern, welches durch den Besitz eines größeren spindelförmigen Kerns den Eindruck eines aufsteigenden O. minor-Zweiges macht, auch wie beim vorigen Embryo bereits auf der Ebene der oberen Hälfte des Medullarrohres liegt. Der Kern hat fast die doppelte Größe eines der gewöhnlichen Mesenchymkerne. Da ich aber keine weiteren Spuren einer aufsteigenden Faser in den nächsten Schnitten fand, erschien mir die Sache problematisch: ich unterwarf desshalb das Bild des Kerns genauerer Untersuchung mittelst des 3 mm-Apochromats und konnte zu meiner Befriedigung feststellen, dass es sich um zwei dicht aufeinander liegende Kerne handelte, die das Bild eines einzigen größeren vortäuschten. In Wirklichkeit findet sich auch auf der rechten Seite eine Kettenfaser erst auf 106 III 12, wo die ersten Kerne sich zeigen, genau wie auf der linken Seite, und auch hier scheint die kernlose Trochlearisfaser unmittelbar in die gekernte O. minor-Faser überzugehen, so dass man glauben könnte, die ganze Faser sei ein Product des O. minor und wüchse von unten nach oben in das Dach des Isthmus hinein. Andre Kettenfasern finden sich gleichfalls auf der rechten Seite, und auf 106 III 3 und II 9 und 5 sieht man solche Fasern an den Obliquus superior sich begeben.

Da das Stadium von 17 mm Länge für die Erkenntnis des Entwicklungsprocesses des Trochlearis bei *Pristiurus* offenbar von besonderer Bedeutung ist, so habe ich die Beobachtungen gehäuft, um noch weitere Fälle zur Darstellung bringen zu können.

Embryo II 334, 17 mm lang, horizontal geschnitten, zeigt folgenden Befund. Auf 336 II 13 findet sich das Chiasma und der Austritt des rechten Trochlearis. Man kann seinen kernlosen Verlauf durch das Mesenchym einige zwanzig Schnitte weit verfolgen, bis man endlich einen spindelförmigen Kern mit lang ausgezogenem Plasma findet, der sich als ein vorgeschobener Ausläufer eines O. minor-Zweiges zu erkennen gibt. Die hellgelbe Trochlearisfaser geht aber an ihm vorbei und nähert sich immer mehr dem Orbitalknorpel, innerhalb dessen dichter stehenden Zellen noch weitere spindelförmige O. minor-Zellen gefunden werden. Auch andre nackte, hellgelbe Trochlearis-Faserstücke, wohl nach Auffaserung des Hauptstranges, treten in der Nähe des Orbitalknorpels auf — dann aber lässt sich nicht mehr verfolgen, ob und welche Verbindungen

der beiden Fasersysteme stattfinden. Damit sind wir bei 337 II 12 angekommen und können nun auch constatiren, dass sowohl kerntragende feinste Fasern zum Bauch des Obliquus ziehen als auch dickere, welche durch ihr graugelbes Plasma sich als O. minor-Elemente kennzeichnen. Die O. minor-Zweige dieses Stadiums bestehen zumeist aus wenigen Zellen, die mit lang auswachsenden, sich auf das Feinste verdünnenden Enden zusammenhängen und als solche zusammenhängende Fasern nur selten auf demselben Schnitt getroffen werden.

Auf der linken Seite treten Verhältnisse zu Tage, die wesentlich von denen der rechten sich unterscheiden. Der Trochlearis tritt auf 336 II 11 aus dem Chiasma hervor: verläuft dann in welligen Biegungen bis in die Orbitalknorpel-Anlage hinein und durchzieht dieselbe, ohne auf einen Ausläufer eines O. minor-Zweiges zu stoßen und ohne irgend eine Spur eines Kernes zu zeigen. Der O. minor seinerseits läuft als normal gestalteter Strang vom G. Gasseri aus, 336 III 1—4, bildet aber keine eigentlichen Zweige, erst auf 337 I 6 sieht man eine Faserzelle mit graugelblichem Plasma und auf I 7 eine zweite, welche eine Verbindung mit dem absteigenden Trochlearis anzubahnen im Begriffe steht. Weiterhin folgt auf 337 II 4 jenseits der Orbitalknorpel-Anlage ein lang gezogener Kern in einer noch länger ausgezogenen graugelben Faserzelle, der die übliche Richtung dorsalwärts einschlägt; der untere Ausläufer dieser Zelle geht durch die Orbital-Verdichtung und verschwindet in der Nähe des O. minor-Stranges, der hier nun schon sehr dünn geworden ist. Einen directen Zusammenhang dieser Faserzelle mit dem O. minor-Strang konnte ich nicht feststellen. Die etwaigen Faser-Beziehungen zwischen O. minor und Obliquus superior sind nicht klar: ich kann nichts Bestimmtes darüber aussagen, ob sie vorhanden sind oder fehlen, keinenfalls aber existiren sie in so ausgeprägter Weise, wie auf der rechten Seite. Es bestehen also beträchtliche Unterschiede in der Ausbildungshöhe des O. minor auf beiden Seiten des Embryo.

Ein fünfter Embryo von 17 mm, II 342, horizontal geschnitten.

Das Chiasma findet sich auf 344 II 7. Der linke Trochlearis tritt als einzelner Faserstamm aus und verläuft durch das sparsame Mesenchym bis auf die Höhe des Ganglions des O. major, ohne irgend eine Spur eines Kernes und ohne auf O. minor-Zweige zu

stoßen. Auf der rechten Seite kann man ihn nicht so weit verfolgen, er ist aber gleichfalls kernlos und begegnet keinen O. minor-Fasern.

Der O. minor geht links auf 345 I 2, rechts I 7 ab. Auf I 11 schickt der rechte O. minor einen ziemlich langen Zweig an den noch weit darunter liegenden Obliquus superior, während nur einige wenige und geringfügige Ausläufer dorsalwärts gerichtet sind gegen die noch kaum in Verdichtung begriffene spätere Orbitalwandung. Beziehungen zwischen Trochlearis und Obliquus fehlen also noch, ebenso zwischen Trochlearis und O. minor; es existiren aber schon welche zwischen O. minor und Obliquus. Links findet man keinen so ausgeprägten Strang vom O. minor zum Obliquus, und nur wenige Ansätze zu Zweigen dorsalwärts. Orbitalverdichtung kaum wahrnehmbar.

Noch einen sechsten Embryo von 17 mm, II*a* 529, welcher fast quer geschnitten ist, habe ich untersucht. Sein Thatbestand ist der folgende. Das Chiasma findet sich auf 529 VII 8—10, und wenige Schnitte nachher geht der Trochlearis beiderseits in das Mesenchym über und scheint aus drei neben einander liegenden Fasern zu bestehen, die im weiteren Verlaufe sich mit einander so verbinden, dass sie wie ein breiteres Band erscheinen, das aber gelegentlich auch wieder in die ursprünglichen drei Componenten aus einander weicht; erst nach geraumem Verlauf sieht man, wie zwei Fasern übrig bleiben, die man viele Schnitte neben einander verfolgen kann, etwa bis vor die Mitte des Sattelraumes. Dann scheinen diese Fasern aufzuhören, wenigstens konnte ich sie nicht mehr im Mesenchym auffinden. Irgend eine Spur aufsteigender gekernter O. minor-Zweige ist nicht zum Vorschein gekommen. Erst auf 531 V und VI sieht man solche Spuren, also unterhalb der Mitte der Sattelhöhle. Sie finden sich auf der rechten Seite innerhalb des sich zur Orbitalwandung verdichtenden Mesenchyms.

Sehr klar und deutlich gibt es aber auf beiden Seiten des Embryos gekernte Faserstücke, die sich dem Obliquus superior anheften. Es macht den Eindruck, als habe man es dabei mit einem Maschenwerk zu thun, wie es weiter oben von *Mustelus vulgaris* beschrieben und abgebildet ward, und nicht bloß mit Zweigen des O. minor. Jedenfalls bestehen zahlreiche Verbindungen dieses Maschenwerks mit dem Bauch des Obliquus — wie weit dieselben

später die Brücke für seine Verbindung mit eigentlichen Trochlearisfasern bilden, bleibt eine offne Frage, die bei dem vorliegenden Embryo nicht gelöst werden kann, da der Trochlearis schwerlich schon bis zur Orbitalverdichtung hinabgewachsen ist, viel weniger bis zum Obliquus superior.

Es folgt nun der Embryo II*a* 521 von 18 mm, horizontal geschnitten. Ob die Größe der Embryonen, selbst wenn sie mit größter Sicherheit gemessen werden könnte — was besonders bei dem mir vorliegenden ausgedehnten Material nicht behauptet werden kann — auch mit der Ausbildungshöhe der einzelnen Schritte in der Entwicklung des Trochlearis in sich gleich bleibenden Beziehungen steht, möchte ich um so mehr bezweifeln, als ja auch Ungleichheiten der Entwicklungsmomente in den beiden Antimeren desselben Embryos nicht selten sind. Man möge desshalb nicht auf eine regelmäßige Steigerung aller Entwicklungsmomente rechnen, wenn ein etwas größerer Embryo untersucht wird.

Bei dem vorliegenden Embryo findet sich das Chiasma auf 521 V 12 und 13, und ist noch so unbedeutend, wie bei dem früher beschriebenen Embryo von 15 mm Länge. Dennoch trifft man schon dicht neben dem Austritt der eigentlichen Trochlearisfasern jene graugelblichen (hier freilich durch besonderen Zufall der Färbung graubläulichen) kerntragenden Fasern, welche sich den Trochlearisfasern beimischen und sich bei weiterer Verfolgung als Zweige des O. minor-Systems ergeben, welche also bereits bis dicht an das Chiasma vorgedrungen sind. Es bleibt aber zweifelhaft, ob hier die O. minor-Fasern ihrer Entwicklung vorausgeeilt, oder die Trochlearisfasern zurückgeblieben sind. Jedenfalls sind die gekernten O. minor-Fasern zahlreich entwickelt und umspinnen auch beiderseits den Obliquus superior.

Ein andrer Embryo von 18 mm, II*a* 539, zeigt das Chiasma gleichfalls im Anfangszustande und die daraus hervorgehenden Trochlearisfasern noch sehr fein, sich rasch nach ihrem Austritt auffasernd und ohne Kerne bis über die Mitte des Sattelraums hinaus. Andrerseits treten die gleichfalls sehr dünnen Kettenfaser-Zweige des O. minor auch nicht höher hinauf, alles ist weniger entwickelt als bei dem vorigen, auch die Fasern an den Obliquus superior, obwohl ihrer eine ganze Anzahl vorhanden sind.

Ein dritter Embryo von 18 mm ist II 118. Er ist beträchtlich weiter vorgeschritten in der Ausbildung sämmtlicher Compo-

nenten des Trochlearis-Systems. Die O. minor-Zweige mit Kernen finden sich schon in der Nähe des Chiasmas, zeigen auch beträchtliches Volum bei dem Durchzuge durch die Orbitalverdichtung; was ich aber noch speciell hier erwähnen will, betrifft die deutliche Maschenbildung zwischen aufsteigenden Zweigen, dem Stamme des O. minor und den Ausläufern an den Bauch des Obliquus superior, vergl. 124 I 4—10 auf der rechten Seite, die also sicherlich unabhängig von den absteigenden Fasern des Trochlearis besteht.

Dass die Länge des Embryo nicht auf die Ausbildungshöhe des Trochlearis-Systemes von entscheidendem Einflusse ist, geht aber noch aus einem andern Umstande hervor. Der eben erwähnte Embryo II 118 zeigt eine bereits stärker accentuirte Verdichtung der Orbital-Gegend, so dass der in Bildung begriffene Knorpel sich schon als Ganzes besser gegenüber den übrigen Mesenchymzellen zu erkennen gibt. Als ich diese Seiten niederschrieb, ward mir der nur 16 mm messende Embryo II*a* 547 gebracht, an dem die Orbitalverdichtung noch kaum bemerkbar war, ich war aber um so erstaunter, nicht nur auf 548 V 13 bereits das Chiasma, sondern auch wenige Schnitte davon entfernt den eben austretenden kernlosen Trochlearis-Fasern gekernte O. minor-Zweige beigemischt zu sehen, die in raschem Wachsthum fast den ganzen, ihnen zustehenden Raum durchmessen hatten. Jede solche Faser besteht zwar nur aus wenigen Zellen, diese Zellen aber zeigen sehr lange und feine Ausläufer, die sich dann wieder an die ähnlich langen Ausläufer der nächsten Zelle anschließen; nur in der Nähe der, wie oben gesagt, kaum markirten Orbitalverdichtung häufen sich die Kerne und scheinen dann wiederum netz- oder maschenbildend mit dem O. minor-Strang und dem Bauch des Obliquus superior zusammenzuhängen. Das sieht man links auf 549 I 1—4, rechts auf 548 VII 9—14.

An dem vorliegenden Embryo trifft man auf 548 VI 10 und 11 auf das Bild einer Mitose inmitten einer aufsteigenden Faser, die es nahe legt, daraufhin die Frage zu erörtern, ob die gekernten, aufsteigenden Fasern der O. minor-Zweige Kettenfasern seien, d. h. aus einzelnen Zellbezirken zusammenwachsen, oder ob sie ähnliche Fasern bilden, wie die absteigenden Fasern des Trochlearis, aber bereits anliegende Kerne mitbringen, die zu ihrer Einscheidung dienen und dazu von Hause aus bestimmt seien, oder drit-

tens ob sie nur scheidenbildende Elemente **darstellen**, welche gar keine eigentlichen Nervenfasern bilden. Es findet sich nämlich mitten in einem graugelblichen Plasmastrang eines der aufsteigenden Zweige des O. minor eine Verbreiterung des Plasmas und in dieser eine Mitose in dem Stadium, in welchem die Chromosomen auseinander fahrend bis an den Rand der plasmatischen Verbreiterung gelagert sind; auf dem folgenden Schnitt findet sich gleichfalls diese Verbreiterung mit noch einem Theil der Chromosomen, geht dann aber in die normale Faser über, die nach oben wie nach unten sich fortsetzt und dann nach beiden Richtungen wieder gewöhnliche Kerne aufweist. Diese Verbreiterung lässt keine Spur einer an- oder einliegenden Faser erkennen, vielmehr ist sie offensichtlich nur eine Ausbreitung desselben Faserstranges, der homogen von einem Kern zum andern geht. Die Mitose wird also nur dazu dienen, diesen Strang zu verlängern, indem die Tochterkerne auseinander weichen und ein neues Stück Plasma zwischen sich behalten. Wir werden weiter unten die drei Möglichkeiten, die eben erwähnt wurden, principiell erörtern und dabei des hier gegebenen Falles gedenken.

Embryo II 109, von 18,5 mm Länge, schräg-horizontal geschnitten, gibt folgenden Befund. Auf 114 IV 10 trifft man das Chiasma; auf dem vorhergehenden Schnitt tritt rechts der Trochlearis kernlos aus, verläuft kernlos in wellenförmigen Biegungen weiterer vier Schnitte; dann trifft man auf IV 3 auf zwei neben einander laufende Kettenfasern mit spindelförmigen Kernen, die man direct, wenn auch mit mancherlei Biegungen durch die Schnitte der Reihe IV bis zum Obliquus verfolgen kann. Auch zwei weitere Kettenfasern sieht man auf den vorhergehenden Schnitten — also durchaus ähnliche Zustände mit den vorigen Embryonen.

Auch auf der andern Seite trifft man schon auf der oberen Hälfte des Medullarrohres, 8 Schnitte nach dem Austritt des Trochlearis aus dem Chiasma, eine kerntragende Faser, die mit den kernlosen proximalen zusammenhängt. Sie kann leicht bis zum Obliquus und O. minor distalwärts verfolgt werden.

Ein Embryo von 19 mm, II 350, horizontal geschnitten, lässt das Folgende erkennen.

Auf 352 I 4—6 zeigt sich das noch wenig faserreiche Chiasma; den Fasern sind noch keine Kerne beigemischt. Auf I 8 tritt der

Trochlearis aus dem Chiasma **links** heraus, man sieht, dass er mehrere Fasern verklebt enthält; aber er ist immerhin doch nicht voluminös. Auf I 9 ist ein weiteres kernloses Stück zu sehen, ebenso auf I 10. Auf diesem Schnitt, etwas unter- und außerhalb des Trochlearis-Verlaufes zeigt sich ein einzelner spindelförmiger Kern, der nicht nur an seiner Seite einen Streifen jenes graugelblichen Plasmas aufweist, wie wir es von den O. minor-Zweigen kennen, sondern der auch ventralwärts einen welligen Ausläufer besitzt, von der doppelten Länge seiner eignen Dimension. Auf Schnitt I 11 setzt sich der kernlose Trochlearisstrang fort, aber auch der Ausläufer der eben erwähnten spindelförmigen Zelle, und weist einen zweiten kleineren Kern, und unter diesem wiederum einen dritten auf, so dass wir eine feine Kettenfaser mit drei Kernen haben, die außerhalb des proximalen, kernlosen Trochlearisstranges, aber doch in seiner nächsten Nähe verläuft, und deren Faserrichtung auf den Trochlearisstamm hin geht. Auf I 12 sieht man wiederum einen kleinen Abschnitt des in größeren Biegungen wellenförmig verlaufenden Trochlearis, und in einiger Entfernung inmitten der unregelmäßig geformten Mesenchymkerne einen langgezogenen Kern, der vielleicht noch jener Kettenfaser zugehört. Der nächste Schnitt II 1 gibt ein Stück Trochlearis und darunter einen Abschnitt einer kernlosen Faser, die sehr wohl ein Stück jener Kettenfaser sein könnte. Schnitt II 2 bringt ein kleines Stück Trochlearis mit anliegendem Kern, aber dieser Kern liegt etwas schräg auf der Faser, und man sieht etwas Plasma über den sonst scharf begrenzten Rand des Trochlearisstranges hinausgreifen, so dass der Verdacht gerechtfertigt ist, dieser Kern gehöre zu einer andern Faser und nicht zu dem aus dem Chiasma ausgetretenen, bis soweit kernlos gebliebenen Trochlearis-Strange. Auf II 3 folgt wieder ein kleiner Abschnitt des Trochlearis mit einem Kern, darüber ein Stück eines Kernes mit einem Stück Plasma — vielleicht gehören diese Kerne mit jener eben erwähnten Faser zusammen. Nun folgen leider zwei Schnitte, in denen diese Partie gestört ist, so dass erst Schnitt II 7 wieder einen kernlosen Theil des Trochlearis bringt, ohne jede Begleitung andrer Fasern oder Kerne. Schnitt 8 lässt zwei Faser-Abschnitte erkennen, dem einen liegt auf der Innenseite ein Kernstück an, das andre ist nackt. Schnitt 9 bringt den Kern, der vorher angeschnitten war, mit einem Stück Faser und zwei Stückchen kernloser Fasern daneben. Schnitt 10 zeigt die vorher mit Kern angeschnittene Faser in weiterem Verlaufe, in dem noch ein

Kern in sie eingeschaltet ist, von dem aus die Faser sich ein gehöriges Stück, etwa 4mal die Länge des Kerns gerechnet, fortsetzt. Hier folgt Schnitt 11 mit der Fortsetzung dieser Faser, die in welligem Laufe noch einen Kern und ein Stück Faser, als Ausläufer dieses Kernes, aufweist, das wenigstens 7mal so lang wie der Kern ist. Über dieser Faser aber, von ihr getrennt, verläuft der kernlose Trochlearisstamm, den man auf den nächsten Schnitten wieder findet, freilich mit angelagerten 2 Kernen.

Es ist wie überall auch hier sehr schwierig, zu entscheiden, ob diese angelagerten Fasern zu denen gehören, welche mit aus dem Chiasma ausgetreten sind, dort aber absolut kernlos sich zeigen, wie denn auch innerhalb des Chiasma sich keine Kerne finden, oder ob sie aus Elementen der aufgelösten Hinterhirnplatte stammen, oder schließlich, ob sie den weit dorsalwärts und mit langen Ausläufern versehenen Kettenfasern des O. minor angehören. Da ich die Embryonen von 14—19 mm Länge geprüft und nirgends Kerne im Chiasma oder unmittelbar an den austretenden proximalen Fasern antraf, bleibt kaum eine andre Annahme möglich, als dass die Kerne aus Überresten der Hinterhirnplatte oder von den aufsteigenden Zweigen des O. minor abzuleiten seien. Beides ist möglich — und Beides kann zugleich stattgefunden haben.

Verfolgen wir indessen weiter den Thatbestand, den uns der vorliegende Embryo liefert. Auf 352 III 1 und 2 finden wir kleine Abschnitte des Trochlearis mit anliegenden Kernen; derjenige auf III 2 zeigt eine Spaltung und dieser Spaltung entsprechend auch zwei Kerne neben einander, die aussehen, als gehörten sie einem sich spaltenden Kern an. Der nächste Schnitt zeigt die Spaltung fortgesetzt in zwei kurze Stücke, und dann folgt ein Schnitt, in dem das eine dieser Stücke nach kurzem Verlauf blind und fein endigt, vielleicht also wiederum nur einer Zelle entspricht, die als Überrest einer Hinterhirnplattenzelle sich der Faser anlegte und nur diesen kurzen Ausläufer producirte. Ein ganz ähnliches Verhältnis zeigt sich 5 Schnitte weiter, wo gleichfalls von einem der Hauptfaser anliegenden Kern ein Plasmafortsatz ausgeht, der an einen andern Kern gelangt und über denselben hinaus als schmale Faser dorsalwärts gerichtet im Mesenchym verschwindet.

Was nun die Zweige des O. minor anbelangt, so wird es am besten sein, dieselben von ihrem Ursprunge aus dem Hauptstrange

zu verfolgen und danach zu ermessen, ob sie bereits Antheil haben an der Versorgung des proximalen Trochlearis mit Kernen oder Verbindungen mit seinen Fasern sind. Den Abgang des O. minor-Stammes aus dem G. Gasseri sehen wir linkerseits auf 533 II 10 und 11. Der Stamm verläuft innerhalb und unterhalb des O. major in leichten Krümmungen; auf der Höhe des O. major, wo derselbe schon nahe am Ectoderm sich findet, geht ein Zweig schräg dorsalwärts ab, durchsetzt die vordere Partie des langsam sich verdichtenden Zellmateriales der Orbitalwandung und stellt sich als graugelblich gefärbter, mit aufeinander folgenden Kernen besetzter, vielfach gekrümmter Plasmastrang dar. Nach etwa 30 Schnitten findet man ihn 352 III 2 auf der Höhe der ectodermalen Einbuchtung noch auf dem Querschnitte inmitten des Mesenchyms, kann ihn aber weiter nicht verfolgen, womit indess nicht ausgeschlossen sein soll, dass er noch höher hinauf reicht als feiner Plasmafaden. Auf der linken Seite dieses Embryo trifft man auf 353 einen typischen Kettenfaserzweig des O. minor mit 6 Kernen und dazwischen ausgezogenem Plasma. Er ist nur einreihig, d. h. eine ausgezogene Zelle reiht sich an die andre. Verfolgt man diese Faser dorsalwärts Schnitt für Schnitt, so gelangt man nach 37 Schnitten unmittelbar in eine der proximalen Trochlearisfasern und durch sie in das Chiasma. Irgend eine Spaltung oder Anlagerung ist nicht zu gewahren. — Wer nicht aus sonstigen Beobachtungen erfahren hätte, dass diese Gesammtfaser aus zwei verschiedenen Elementen bestände, würde glauben, dass die ganze Faser entweder von unten nach oben oder von oben nach unten gewachsen sei.

Ehe aber dieser äußerste Zweig vom Stamme des O. minor abgeht, sieht man einige andre Zweige von der Unterseite des Stammes gegen das Auge zu sich ablösen und kann constatiren, dass sie sowohl mit mehrfachen Ausläufern, die z. Th. unter einander communiciren, an den Obliquus superior-Bauch sich inseriren, als auch Zweige dorsalwärts abgeben. Einen solchen Zweig zum Obliquus finden wir auf 354 II 1, derselbe gelangt dorthin, nachdem er die sich verdichtende Orbitalwandung passirt hat. Auf 354 I 4 sieht man einen andern Zweig aus der Orbitalwandung an den Obliquus gehen und mit dessen Fasern verschmelzen. Ob diese Zweige aus dem eigentlichen Trochlearis-Stamme hervorgehen, welchen wir auf 352 II 11 verlassen haben, bleibt natürlich zweifelhaft. Sie sind reichlich mit

Kernen besetzt, besonders auch dicht vor dem Eintritt in den Muskelbauch des Obliquus, und desshalb gehören sie wohl in erster Linie zum O. minor-System.

Embryo II 133 von 20 mm Länge, schräg horizontal geschnitten, zeigt auf 141 II 6 das Chiasma. Es ist bereits faserreicher, als es die früheren Embryonen von 17 bis 19 mm Länge aufwiesen, und gleich auf dem dritten Schnitte nach dem Austritt des Trochlearis aus dem Chiasma finden wir ihn mit Kernen besetzt, die aber offenbar von den aufsteigenden distalen Zweigen geliefert worden sind, denn sie folgen sich in ziemlicher Zahl bis hinab an den Obliquus superior — nur die beiden Schnitte vor dem Chiasma zeigen noch ganz nackte Fasern. Auf der rechten Seite scheint das Vordringen der aufsteigenden Fasern, wenigstens ihrer Kerne, noch weiter gegangen zu sein, denn man sieht schon einen Kern auf demselben Schnitt, der den Austritt aus dem Chiasma zeigt. Nun ist es freilich zweifelhaft, ob nicht auch Kerne resp. Zellen des Medullarrohres in der Umgebung des Chiasma sich umformen und in den Verband des Chiasma und seiner austretenden Fasern übertreten. Derlei cylindrische Kerne fangen an sich zwischen den Fasern des Chiasma zu zeigen. Entscheiden wird sich das so leicht nicht lassen, doch steht jedenfalls fest, dass die aufsteigenden Fasern mit ihren Kernen bis in die nächste Nähe des Chiasma gelangt sind. Verfolgt man dieselben distalwärts, so trifft man auf 140 I und II mehrfache Einmündungen gekernter Fasern in den Obliquus; dieselben zeigen wiederum maschenförmigen Zusammenhang unter einander und auch mit dem O. minor (140 II 1 rechts).

Ich wende mich nun zur Darstellung des Befundes an dem zweiten 20 mm langen Embryo, II 152, welcher schräg-horizontal geschnitten ist, aber mehr horizontal als die vorigen Embryonen. Dieser Embryo bringt uns die merkwürdigste Anomalie zur Erscheinung.

Das Chiasma finden wir auf 155 I 4 und 5, in demselben bereits eine beträchtliche Zahl von Fasern, welche, zufolge der mehr horizotalen Schnittrichtung darunter liegenden Medullarzellen nicht festzustellen gestatten, ob einige dort sich losgelöst haben, um sich dene Fasern als Kern beizumischen. Sicher aber ist, dass an den Austrittsstellen des Trochlearis aus dem Chiasma keine Spur eines Kernes gefunden wird. Ich beschreibe zuerst den

Befund auf der rechten Seite. Der Trochlearis tritt mit ziemlich breiter Basis aus dem Chiasma hervor, verschmälert sich dann, zeigt aber immer noch einen beträchtlichen Umfang am Beginn der proximalen, absteigenden Fasern, aus dem geschlossen werden kann, dass man es nicht mit einem Anfangsstadium, wie bei Embryonen von etwa 17 mm Länge zu thun habe. In welligen Biegungen verläuft er dann durch das Mesenchym abwärts bis fast auf die halbe Höhe des Medullarrohres, zeigt aber schon jetzt eine Auffaserung. Auf Schnitt 155 I 5 sehen wir einen Hauptstrang und mehrere isolirte schmälere Nebenstränge bis an den Beginn der unteren Hälfte des Medullarrohres hinabsteigen. Auf den beiden folgenden Schnitten sehen wir weitere Fasern an derselben Stelle liegen: entweder sind es also besondere, durch die Auffaserung gebildete oder durch den Schnitt getheilte Stücke der Hauptfaser. Die nächsten Schnitte bringen nur kleine Stücke zum Vorschein, weil die Richtung des Faserverlaufs nicht parallel mit der Schnittrichtung liegt. Auch die Schnitte I 10—12 zeigen einige in gewisser Entfernung von einander liegende Bruchstücke mehrerer schmälerer Fasern, offenbar ist die Auffaserung der Hauptfaser eine durchgehende geworden. Auch auf II 1 sieht man ein Paar blassgelbe Fasern weiter ventralwärts ziehen, und auf II 2 und 3 kann man lange Stücke derselben von der Höhe des unteren Randes des Medullarrohres bis an den Beginn des Orbitalknorpels sich erstrecken sehen. II 4 bestätigt, dass es sich dabei um mehrere ungleich starke Fasern handelt. Blickt man auf diesem Schnitt auch auf die Gegend zwischen Orbitalknorpel-Anlage und Querschnitt des Obliquus superior, so wird man auch hier bereits Bruchstücke hellgelber Fasern finden; ja, auf II 6 sieht man dicht vor dem Orbitalknorpel und auch mitten zwischen seinen Zellen Bruchstücke von verschiedener Länge solcher hellgelber Fasern. Schnitt II 7 zeigt nun eine Fortsetzung der vor dem Orbitalknorpel sich findenden Faser des vorigen Schnittes innerhalb der Zellen desselben, zugleich aber auch ein deutliches Faserbruchstück, das sich unmittelbar an die Oberseite des Obliquus superior begibt und in demselben verschwindet. Schnitt II 8 bringt dann das Verbindungsstück zwischen diesen beiden Theilen der Faser und zwar in der specifisch hellgelben Farbe und welligen Contur — so dass nun zwischen Chiasma und Obliquus superior eine ununterbrochene Faserbahn nachgewiesen ist, **an welcher nicht ein einziger Kern zu sehen ist, und an der**

kein einziger aufsteigender Zweig des Ophthalmicus minor irgend welchen Antheil genommen hat.

Diese Thatsache schien mir anfänglich so erstaunlich, dass ich in Verlegenheit gerieth, ob vielleicht die Größe des Embryo mit 20 mm unrichtig angegeben sei. Aber da ich den Umfang des proximalen Trochlearis und die Fasermasse des Chiasma von Neuem prüfte, konnte ich nicht zweifeln, einen älteren und größeren Embryo als von 16—17 mm Länge vor mir zu haben, bei welchen freilich kernlose Trochlearisfasern bis auf die Höhe der Grundplatte des Medullarrohres hinab vorgefunden werden, während die aufsteigenden Zweige des O. minor gleichfalls erst bis hierhin wachsen. Hier war aber der kernlose Trochlearis bis an den Obliquus superior vorgedrungen, aufsteigende Zweige des O. minor aber gar nicht vorhanden: wie war das zu erklären? Die Erklärung fand sich, als ich nun die Untersuchung am andern Ende in die Hand nahm, nämlich vom O. minor aus. Es stellte sich heraus, dass infolge einer Hemmungsbildung der O. minor nur als ein bei diesem Embryo, ähnlich wie bei Embryo II 166, ganz kurzer Stummel vom G. Gasseri abgeht und gar keinen vorderen Strang, auch keine aufsteigende Zweige bildet.

Durch diese Beobachtung wird nun zugleich ein fast experimentell sicherer Beweis dafür geliefert, dass die Kerne des Trochlearis — wenigstens bei Stadien von 20 mm Länge, — ausschließlich durch die aufsteigenden Fasern des O. minor geliefert werden, dass aber die Fasern des eigentlichen Trochlearis als kernlose Ausläufer von Medullarzellen entstehen — eine Thatsache, deren weittragende Bedeutung Niemand entgehen wird, die sich desshalb gleichberechtigt dem auf pag. 288 beschriebenen Befund von der aberranten Trochlearisfaser eines Embryo von *Mustelus vulgaris* anschließt, welche kernlos aus der rechten Seite des Isthmus austritt, über das Dach desselben auf die linke Seite hinüberziegt und dort auf der unteren Grenze des Medullarrohres im Mesenchym verschwindet. Wir werden beide Fälle weiter unten ausführlicher verwerthen.

Auf der linken Seite des vorliegenden Embryos verhält sich der Trochlearis genau wie auf der rechten, nur scheint er noch etwas mehr aufgefasert zu sein, ehe er an den Orbitalknorpel tritt. Der O. minor ist nur als Stummel neben dem Ganglion des O. major zu sehen, leider ist der Schnitt, auf welchem der Zusammenhang

dieses Stummels mit dem G. Gasseri zu sehen sein müsste, verdorben. Es muss aber erwähnt werden, dass in der Nähe des Orbitalknorpels 2 oder 3 Faserzellen beobachtet werden, welche ohne Zusammenhang mit einander oder mit den Fasern des Trochlearis zu haben, doch wohl als abgelöste Elemente des kurzen O. minor-Stummels angesehen werden dürften. Auf dem ganzen Verlauf des Trochlearis aber ist auch auf der linken Seite kein einziger, ihm angelagerter Kern zu sehen, und ebenso wenig aufsteigende O. minor-Zweige.

Embryo II 197 von 22,5 mm Länge, schräg geschnitten.

Dieser Embryo ist bemerkenswerth durch eine Abnormität, die abermals Licht auf die normalen Verhältnisse wirft. Untersucht man nämlich das Chiasma auf 200 I 1—5, so bemerkt man, dass die Kerne, welche die proximalen Trochlearisfasern begleiten, sich schon bis an das Chiasma hinauf ausgebreitet haben, ja, man kann fast unterscheiden, dass aufsteigende einzeilige Kettenfasern sich den kernlosen absteigenden Fasern, die eben aus dem Chiasma hervorgetreten sind, dicht anlagern, aber noch eine vollständige Reihe von Kernen und verbindendem Ausläufer-Plasma darstellen. Dass die zusammenhängenden aufsteigenden Kettenfasern sich unmittelbar als solche auf die absteigenden nackten Trochlearisfasern auflagern, scheint aus dem Umstande hervorzugehen, dass auf beiden Seiten Kettenfasern bestehen, welche über dem Chiasma gefunden werden. Solche Fasern zeigt der vorliegende Embryo zwei auf der linken und eine auf der rechten Seite. Wie ich schon bei andern Embryonen betonte, gehen die Kettenfasern manchmal in einem Bogen auf die kernlosen zu: hier haben wir im Gegentheil den Fall, dass einige Kettenfasern sich wieder ablösen von der Berührung mit den absteigenden Fasern und im Bogen über dieselben und über einen Theil des Chiasma hinwegziehen, um sich dann, plötzlich umbiegend, auf der dorsalen Mittellinie wieder in das Chiasma hinabzusenken, II 200 I 3—5. Dabei geht eine Faser in die andre hinein. Auf der rechten Seite sieht man nur ein Stück solcher Fasern mit zwei Kernen, kann aber ihren weiteren Zusammenhang nicht feststellen.

Auch auf dem weiteren Verlaufe der beiden Trochlearis kann man mehrfach die Selbständigkeit der angelagerten Kettenfasern constatiren, da sie mehrfach in kleineren Bögen sich von dem abstei-

genden Strange abheben und etwelcherweise frei nebenher laufen. Ganz ähnliche Verhältnisse gewahrt man bei

Embryo II 214 von 22 mm Länge, schräg geschnitten.

Das Chiasma findet sich auf 216 III 3—4; auf III 5 tritt rechts der Trochlearis aus, mit beträchtlich dickem Faserbündel, dem auf beiden Seiten Kerne angelagert sind. Zwischen diesem Strange aber und dem Ectoderm, mitten im Mesenchym, das ja bei *Pristiurus* in diesen Stadien noch recht kernarm ist, trifft man auf den Schnitten III 1—9 eine Kettenfaser von mehreren, 4—6, Kernen und entsprechender Plasma-Verbindung, welche vor dem Chiasma — also dem Mittelhirn zu — grade auf der Mittellinie von oben her in das Chiasma einmündet. Diese Kettenfaser verläuft also vollständig durch das Mesenchym außer- und oberhalb des austretenden Trochlearisfaserbündels, liefert also auch ihrerseits einen weiteren Beweis für das Aufsteigen der O. minor-Zweige. Auf Schnitt 216 III 3 sieht man, wie an diese freie Faser eine andre Faser sich ansetzt, welche auf Schnitt 4 einen Kern besitzt, der mit seinem andern Ausläufer in die Hauptfaser des Trochlearis einläuft, natürlich in eine der ihn begleitenden, angelagerten Kettenfasern des O. minor. Die erst-erwähnte Kettenfaser sieht man noch in ihrem isolirten Laufe mit einem langen Kern auf Schnitt III 10, auch noch auf IV 1, aber dann verschwindet sie und lässt nicht erkennen, von woher sie ausgegangen sei.

Links finden wir keine Kettenfaser, welche ähnlich, wie die eben beschriebene von oben her isolirt in das Chiasma einliefe, wohl aber an dem Hauptfaserstrang des Trochlearis auf III 6 eine beträchtliche Bifurcation, und es scheint, als ob der äußere Zweig nur aus Kettenfasern bestände, ohne gleichzeitig austretende resp. absteigende Fasern in sich zu führen. Auf den folgenden Schnitten III 6—10 scheint eine Art Maschenwerk dieser aufsteigenden Kettenfasern zu bestehen: erst auf IV 2 ff. kommen sie in normale Zustände, die dann eben in die verschiedenen distalen Zweige übergehen.

An diesem Embryo lässt sich auch eine Thatsache sehr gut constatiren, welche nicht ohne Bedeutung für die Gesammtauffassung ist, die man sich vom Trochlearis macht. Es ist nämlich bemerkenswerth, dass die Canäle, durch welche der Trochlearis resp. seine distalen Theile aus der späteren Schädelkapsel an den Obli-

quus superior herantritt, in jüngeren Embryonal-Stadien selten grade sind und den kürzesten Weg einschlagen. Während die vergleichende Anatomie uns lehrt, dass der Trochlearis durch eine Öffnung des Schädelknorpels in die Orbita einträte, und dass nur als Variante oder Anomalie mehrere Canäle vorkämen, die von dem sich theilenden Trochlearis benutzt würden, lernen wir durch die Ontogenese der Selachier, dass die Vielheit der Canäle das Ursprüngliche sei und dass die Einheit erst nachträglich zu Stande komme. Die Gebogenheit der einzelnen Canäle und die Thatsache, dass es Canäle gibt, die mit zwei Ausgangs-, aber nur einer Eingangsöffnung — oder umgekehrt — bestehen, lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass die Zwischenwände zwischen zwei Canälen allmählich resorbirt werden, so dass der weitere Canal erst nachträglich zu Stande kommt. Ich werde im Verfolg eine Reihe von Fällen erwähnen, die diese Auffassung erhärten. Der vorliegende Embryo zeigt eine solche Krümmung des Durchtrittscanals bei 217 II 2—4 und 6—8 links, wo zwei Zweige dicht neben einander gesondert durchtreten, dann einen Knick machen und in scharfem Winkel zum Obliquus ziehen. Auf III 1 bis 7 geht ein dritter Zweig durch den Knorpel und tritt auf IV 3 isolirt an den Obliquus.

Auch auf der rechten Seite treten drei Canäle auf: durch den am meisten caudalwärts liegenden zieht ein Zweig direct zum Stamme des O. minor, ohne mit dem Obliquus superior in Contact zu treten; dabei aber überkreuzt er den eigentlichen Trochlearis-Strang, der vor und unter ihm zum Obliquus herantritt, während ein dritter Zweig oralwärts vor dem Hauptstrang isolirt durch den Knorpel tritt und sich an dem Obliquus inserirt.

Bei einem andern Embryo, II 382, von 22 mm Länge, horizontal geschnitten, sieht man den Trochlearis an die Orbitalwand herantreten, eine Zeitlang an ihr entlang ziehen, bis ein Zweig auf 387 II 9 und III 1 und 2 durchtritt, freilich durch einen Canal, den man Mühe hat, überhaupt wahrzunehmen. Auf III 9 tritt ein andrer, stärkerer Zweig durch, dicht über dem ersten, und auf 388 II 1 tritt der dritte Zweig als dünne Faser auch fast unwahrnehmbar durch den Knorpel. Auf der rechten Seite tritt der Stamm auf 387 I 5 von oben her an den Orbitalknorpel und spaltet sich in zwei Äste, deren hinterer auf mehreren Schnitten an der Innenseite des Knorpels entlang zieht, um auf II 3 gleichzeitig mit dem Stamm, aber in räumlich getrennten Canälen durchzutreten,

während ein dritter Zweig noch weiter caudalwärts ebenfalls auf dem nächsten Schnitt getrennt durchtritt. Aber es scheinen noch mehrere Kettenfasern durch den Knorpel zu gehen, die wohl zum O. minor, aber nicht zum Trochlearis-Stamm verfolgt werden können, auch nicht zum Obliquus hinziehen. Man sieht sie unterhalb des breiten O. major-Stammes hervortreten und durch den Orbitalknorpel ziehen, kann sie aber jenseits derselben nicht mit Sicherheit verfolgen.

Der Embryo II 127 von 22 mm Länge, schräg, fast quer geschnitten, zeigt zwei getrennte Canäle im Orbitalknorpel, durch welche drei Zweige des Trochlearis direct an den Obliquus superior gehen, ohne Verbindungen mit dem O. minor zu offenbaren, 130 II 7—8, davor liegende II 1 und die davor I 5—8. So findet es sich linkerseits. Rechts tritt der hinterste Zweig II 8 aus, ein zweiter II 1, dieser scheint aber noch auf I 11 und 12 eine Verbindung mit dem Stamme des O. minor zu haben. Einen dritten fand ich nicht.

Embryo II 399 von 23 mm Länge, horizontal geschnitten, zeigt rechts einen strangförmigen einheitlichen Trochlearis bis kurz vor dem Orbitalknorpel, dann eine Theilung in zwei Äste, davon einer sich dicht vor dem Durchtritt durch den Knorpel noch mal spaltet, so dass drei Canäle bestehen. Die durchtretenden Zweige ziehen unter dem O. major und O. minor an den Obliquus heran, ohne mit dem O. minor in Verbindung zu treten. Auf der linken Seite scheint es sogar, als träten vier Fasern durch den Orbitalknorpel; leider lassen sich dieselben in ihren Beziehungen zum Obliquus und O. minor nicht genau verfolgen, so dass es unsicher bleibt, ob hier noch Verbindungen mit dem O. minor bestehen. Von zwei Ästen ist es zweifellos, dass sie, dicht unter dem O. minor gelagert, an ihm ohne Faseraustausch vorbeiziehen.

Embryo II 206 von 24 mm, schräg geschnitten.

Der Trochlearis steigt auf der rechten Seite als compacter kernreicher Strang ohne Verästelung bis an den Orbitalknorpel hinab. Auf 208 II 5 und 6 tritt ein Zweig durch den Orbitalknorpel hindurch; auf II 8 zeigt sich eine beträchtlichere Lücke in diesem Knorpel, in welcher der Stamm des Trochlearis sich von neuem theilt und einen stärkeren Zweig absendet, der in II 9 durch- und hinaustritt. Auf demselben Schnitt erscheint aber noch ein weiterer Canal, schräg gerichtet, wie ein Seitengang des eben erwähnten

größeren Canals, durch den nun der Hauptstrang sich Bahn bricht, wobei eine solche Anhäufung von Kernen innerhalb des Canals gefunden wird, dass man fast ein kleines Ganglion darin erblicken möchte; auf II 11 tritt aus diesem Haufen von Zellen aber nur ein einfacher Strang aus. Diese drei Zweige treten jeder einzeln an den Obliquus heran, dabei dicht unter dem Strange des O. minor verlaufend, ohne mit ihm in Zusammenhang zu stehen. Auf der linken Seite geht der Trochlearisstrang ungetheilt bis in die Nähe der Orbitalwand, theilt sich aber früher, als auf der rechten, auf 404 II 8. Der erste Zweig tritt durch den Knorpel auf III 1—4, der Hauptstrang auf III 5 und 6, worauf sich beide wieder an einander schließen und gemeinsam mit breiter Ansatzfläche an den Obliquus treten, wobei die einzelnen Fasern sich weit über die Oberfläche des Muskels ausdehnen. Der O. minor geht in einer gewissen Entfernung an ihnen vorbei ohne Berührung oder Zusammenhang. Ein dritter Zweig fehlt.

Dieser Embryo zeigt bereits, wie die Canäle ebenso wie die Zweige des Trochlearis immer näher an einander rücken: der ungetheilt verlaufende Hauptstrang wird relativ und absolut immer länger, die distalen Zweige, welche anfänglich fast ebenso lang und länger als die proximalen absteigenden Fasern sind, verkürzen sich relativ — und wir werden nun bald sehen, dass sie sich zwischen Orbitalwand und Obliquus zusammenschließen und als ein gemeinsamer Strang an den Obliquus begeben. Dann bleibt von der ursprünglichen Drei- und Mehrtheiligkeit der distalen, vom O. minor ausgehenden aufsteigenden Zweige, die sich dem absteigenden Trochlearis anlegen, nichts übrig als kleine Maschen, die in der Nähe oder sogar mitten im Orbitalknorpel sich vorfinden.

Embryo II 267 von 25 mm Länge, schräg geschnitten, bestätigt, was über Beziehungen der distalen Zweige des Trochlearis, ihres Durchtritts durch die Canäle des Orbitalknorpels, ihr Losgelöstsein vom O. minor und ihres Herantritts an den Obliquus superior bisher ermittelt ward. Auf 273 I 1 tritt der Strang des Trochlearis in die Nähe des Orbitalknorpels; merkwürdiger Weise sieht man schon in diesem Schnitte die Zellen des Knorpels zur Bildung eines Canals aus einander weichen, ja schon zwei Schnitte vorher gewinnt man denselben Eindruck, und auf 272 II 7 liegen Spuren von in Auflösung begriffenen Zellen im Innern dieser Knorpellücke, so

dass ich die Vermuthung gefasst habe, dass sich hier **ein Zweig bereits rückgebildet** habe, zumal ich auch keinen Faserstrang aus diesem ersten Canal austreten und zum Obliquus ziehen sehe. Die Lücke im Orbitalknorpel setzt sich auf den folgenden Schnitten fort, bis auf I 6 der Hauptstrang des Trochlearis durch sie hindurch zieht. Gleichzeitig sondert sich eine feine Faser von dem Hauptstrang ab und durchsetzt den Knorpel auf separatem Wege, fast ohne dabei einen besonderen Canal mit freiem Lumen zu benutzen: man sieht aber Faser und dazu gehörige Kerne inmitten der Knorpelzellen und sieht sie gleich darauf aus ihnen hervortreten. Schließlich trifft man noch auf 273 II 6—8 auf einen beträchtlich weiter zurückliegenden Canal und eine dazu gehörige Nervenfaser, deren Anfang resp. Zusammenhang mit dem Trochlearisstamm leider nicht nachweisbar war, die aber erst auf der Innenseite des Orbitalknorpels entlang zieht, in ziemlich starkem Winkel gegenüber der Richtung des Trochlearisstranges, dann durch den Canal zieht und nun in entgegengesetzter Richtung, also wieder in starkem Winkel geknickt unter dem O. minor hinweg an den Trochlearis und mit ihm gleich darauf an den Obliquus superior gelangt.

Auf der linken Seite ist der erste Zweig des Trochlearis noch vollkommen erhalten: er sondert sich auf 272 II 4 von dem Stamme ab, wo derselbe noch beträchtlich weit vom Orbitalknorpel entfernt ist, tritt auf II 6 durch den Knorpel hindurch. Erst auf 273 I 5—7 folgt der Hauptsamm mit beträchtlich weitem Canal-Lumen; er sendet eine getrennte Faser inmitten des Canals ab, die erst später wieder an ihn herantritt, um mit ihm gemeinsam unter dem O. minor an den Obliquus zu treten, so dass wir hier **einen** Canal für zwei Stränge haben.

Ein zweiter **Embryo** II 245 **von** 25 mm **Länge**, sagittal geschnitten, zeigt eine wesentliche Variante. Auf 249 I 7 theilt sich der Trochlearisstrang in einer Höhe, die bei Stadien von 17 und 18 mm Länge Regel war, also schon weit hinauf reicht. Von da bis zum Orbitalknorpel wird diese Spaltung beibehalten, also durch einige 20 Schnitte; auf 248 I 10 tritt der dünnere Zweig in den Knorpel ein, durchsetzt ihn in eignem Canal, während der Hauptstrang erst auf I 4 in einen weiten Canal eintritt, der ihn nach vier Schnitten wieder auf der andern Seite des Knorpels hervortreten lässt. Den ersten Zweig habe ich auf seinem weiteren Verlaufe durch den Knorpel nicht auffinden können, kann auch nicht sagen, ob er wieder austritt; der Hauptstrang erscheint auf 247 III 10 am unteren

Rande des Knorpels wieder und kann nun im Querschnitt auf einer Reihe von 12 Schnitten verfolgt werden, bis er auf 247 II 8 an den längs verlaufenden O. minor herantritt. Auf drei Schnitten sieht man ihn unter dem O. minor, demselben aber dicht angeschlossen, weiter ziehen, dann geht der O. minor über ihn hinaus, und er bleibt wieder als Querschnitt erkennbar unter und in einer gewissen Entfernung von dem starken O. major, bis auch dieser über ihn hinwegzieht, und er auf 246 III 9—10 an den mittleren inneren Theil des Obliquus herantritt.

Auf der andern Seite läuft der Trochlearis als einheitlicher Strang etwas weiter herab, erfährt dann einige Knickungen und, wie es scheint, auch Abspaltungen. Er durchsetzt den Knorpel mit einem Canal, von dem aber unklar bleibt, ob er sich mit einem zweiten kleineren verbindet: man sieht einen Zweig vom Hauptstamm separat in die Orbitalwand eintreten, kann aber nicht feststellen, ob dieser Zweig wieder austritt, oder ob der Hauptstrang sich noch mal im Knorpel spaltet. Zwei kleinere Bündel treten aus dem Knorpel wieder hervor, legen sich dicht an einander und können nun als Querschnitte bis an den Obliquus verfolgt werden.

Ein dritter 25 mm langer Embryo, II*a* 417, horizontal geschnitten, zeigt auf 425 I 1 ff. nur einen einzigen Canal, durch den der ungetheilte Stamm des Trochlearis durchtritt, um gleich darauf vorwärts zum Obliquus zu ziehen. Auf der rechten Seite dagegen findet man eine Spaltung des Stammes dicht vor dem Knorpel, die beiden Äste treten nahe an einander, aber in getrennten Canälen durch den Knorpel auf 424 II 5—7, ein dritter Strang aber setzt sich noch innerhalb der Orbitalwand fort und tritt erst 425 II 1 durch einen eignen Canal aus. An den Obliquus treten sie alle zusammen in einem langen Strange, der unter den beiden Ophthalmici dahin zieht und den Blutsinus hinter dem Auge durchsetzt, 426 I 2—7.

Embryo II 222 von 26 mm Länge, horizontal geschnitten. Links geht der Trochlearisstamm einheitlich bis in die Nähe des stark verdickten Knorpels. Auf 427 I 4 findet sich eine kleine Platte im Laufe des Nerven, von der ein kurzer Faserstrang nach hinten gegen die Innenseite des Knorpels abgeht; dieser Zweig tritt auf I 4—6 durch den Knorpel, eine Anhäufung von Kernen an der Innenseite des Stammes folgt gleich danach. Dann spaltet sich der Stamm auf I 8 noch einmal, der eine Ast tritt nach weiteren 2 Schnitten auf 427 II 2 durch den Knorpel in einen sehr geräumigen

Canal, während der andre Ast weiter abwärts auf der Innenseite der Orbitalwandung weiter zieht. Erst auf 428 I 8 und II 1 zieht auch dieser in eignem Canal durch den Knorpel, vereinigt sich aber mit dem andern Ast auf halbem Wege zwischen Orbitalknorpel und Obliquus. Den Austritt des zuerst beschriebenen Zweiges vermochte ich wohl zu constatiren, konnte aber die dünne Faser nicht weiter verfolgen.

Rechts findet gleichfalls mehrfache Verzweigung des Stammes dicht am Knorpel statt, die Äste verbinden sich erst auf dem Wege zum Obliquus.

Embryo II *a* 446, 27 mm lang, horizontal.

Rechts geht der ungetheilte Trochlearisstamm bis 453 I 2, dann sieht man gleichzeitig und in größter Nähe zu einander zwei Canäle den Knorpel durchsetzen; durch den vorderen beträchtlich größeren geht der Stamm, durch den hinteren eine Faser, die ich aber beim Austreten nicht auffinden konnte. Der Austritt des Stammes findet auf 453 II 5 statt, wo man den Nerven schräg unter dem O. major hinziehen sieht. Auf 453 II 6 sieht man aber noch einen Canal vor dem Hauptcanal, den zu ihm hinziehenden Zweig konnte ich auch nicht finden, wohl aber sah ich ihn beim Austritt auf 454 I 3—4.

Links habe ich nur einen Canal für den ungetheilten Stamm gefunden auf 453 I 5 und 6 und II 1—3.

Embryo II *a* 483 von 30 mm Länge, horizontal.

Auf Schnitt 487 II 6 trifft man links den bereits recht beträchtlichen Strang des Trochlearis im Begriff, sich dicht am Orbitalknorpel zu spalten. Die Spaltungsproducte laufen in drei Richtungen auseinander, ein Zweig geht nach vorn, einer nach hinten, und der übrigbleibende Rest setzt den Stamm nach unten fort. Auf 488 II 4 und 5 geht ein Zweig durch den Knorpel; aber auf demselben Schnitt sieht man noch einen weiteren Zweig vom Stamme nach vorn an der Innenseite des Knorpels entlang ziehen. Ein zweiter Canal verläuft hinter dem ersten in einer Entfernung, die der doppelten Dicke des Knorpels gleichkommt; man sieht ihn auf 489 I 1 und 2. Auf I 1 sieht man den vorher beschriebenen Zweig nochmals recht deutlich, er zieht auf der Innenseite des Knorpels abwärts und tritt auf 490 II 1—4 vor den bisher beschriebenen Canälen auch seinerseits durch einen dritten Canal durch. Der Stamm tritt erst auf 490 II 4 in einem beträchtlich großen Ca-

nal durch, und gleich darauf und dahinter tritt auch der letzte Zweig auf II 5 hindurch. So ergibt dieser Embryo fünf discrete Canäle für Stamm und Zweige des Trochlearis. Diese sämmtlichen Zweige convergiren nach dem Austritte unter dem dicken Strange des O. major, dem der O. minor offenbar so nahe angeschmiegt ist, dass er auf Horizontalschnitten nicht davon getrennt werden kann. Unter dem O. major tritt dann der sehr beträchtliche Strang des Trochlearis wieder hervor und geht quer durch den hinteren Blutsinus, der den Augapfel umgibt, an den Obliquus heran, ihn von hinten und unten umspannend, wobei man aber den Eindruck gewinnt, als seien zwei getrennte Fasermassen übereinander gelagert, die in ungleicher Richtung an die verschiedenen Abschnitte des Obliquus herantreten.

Auf der rechten Seite finde ich nur vier Canäle und durchtretende Zweige.

Um aber festzustellen, ob etwa mit fortschreitender Entwicklung die Zahl der Durchtritts-Canäle abnähme, habe ich noch spätere Stadien untersucht und berichte zunächst über einen

Embryo II*a* 576 von 42 mm Länge, dessen eine Hälfte sagittal, die andre horizontal geschnitten ward.

Die letztere zeigt auf 596 und 597 drei Canäle, durch welche ebenso viel Zweige des nun schon sehr stark und massiv gewordenen Trochlearis hindurchtreten. Sobald sie aus den Canälen herauskommen, stoßen sie auf den massiven Strang des O. major, biegen nach unten um und ziehen unter demselben herum, ihn auch von der andern Seite wieder umfassend. Dabei aber wenden sie sich schräg nach vorn und außen und ziehen als zwei ganz getrennte ansehnliche Bündel durch den hinteren Blutsinus des Augapfels an den Obliquus, der hintere Ast an den oberen Rand, der vordere an den vorderen.

Auf der andern, sagittal geschnittenen Hälfte dieses Embryos kann man gleichfalls drei Canäle constatiren, durch welche der Trochlearis austritt. Davon ist der vorderste der stärkste, der mittlere der schwächste. Da die Sagittalschnitte den Trochlearis auf seinem weiteren Verlaufe zum Augapfel fast quer durchschneiden, so kann man constatiren, dass diese Dreitheilung in dem Verlaufe um den O. major herum und auch noch auf beträchtlicher Strecke durch den Blutsinus festgehalten wird; erst allmählich schließt sich der mittlere Zweig dem vorderen näher an und geht zuletzt ganz

in ihm auf, so dass man auf der dem Auge zunächst gelegenen Partie des Blutsinus nur einen längeren, schräg getroffenen und einen zweiten runden, quer getroffenen Strang des Trochlearis sieht. Die beiden vereinigten vorderen Äste gehen an den vorderen Bauch des Obliquus von innen heran und laufen bald mit seinen Fasern parallel; der hintere Ast aber geht quer über den hinteren Theil des Bauches des Obliquus hinweg und verliert sich erst auf seiner Außenseite, wo man den allmählich dünner werdenden Nerven nicht mehr unterscheiden kann.

Embryo II*a* 614 von 45 mm Länge, horizontal, zeigt beiderseits eine Mehrzahl von Canälen: links drei, rechts wiederum fünf.

Zusammenfassung.

Die Anfangsstadien der Trigeminusplatte und des primären Trochlearis bei *Pristiurus* bieten keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den gleichen Bildungen bei *Mustelus* dar. Die Unterschiede treten erst hervor bei der Entwicklung des Ophthalmicus minor und der von ihm ausgehenden Kettenfasern, deren nicht nur aufsteigende, den absteigenden Trochlearisfasern entgegenwachsende vorhanden sind, sondern auch maschenförmig in die Umgebung des Obliquus superior vordringende zu einer Zeit, wo eigentliche Trochlearisfasern noch gar nicht bis zu ihrem Endorgane, dem Muskel, vorgedrungen sind.

Wie alle Entwicklungen bei *Pristiurus* so sind auch die Kettenfasern so spärlich als möglich mit Zell-Elementen ausgestattet: meist durchziehen sie als einreihige Fasern das gleichfalls sehr zellarme Mesenchym der Sattelhöhle und der Umgebung des Isthmus. Infolge dieser Zellarmuth des Mesenchyms gelingt es auch leichter bei *Pristiurus* als bei andern Squaliden, die absteigenden Fasern des Trochlearis in ihrem Vordringen vom Chiasma aus bis zum Obliquus superior zu verfolgen. Dabei treffen die absteigenden kernlosen Trochlearisfasern mit den aufsteigenden Kettenfasern des O. minor vielfach zusammen, und es erscheint mitunter, als verschmölzen sie an der Berührungsstelle zu einer Faser; in andern häufigeren Fällen legen sich die Kettenfasern dicht an die kernlosen Trochlearisfasern an, lassen aber durch gelegentliche Zwischenräume erkennen, dass von Anfang an diese Fasern einander noch nicht umschließen. Der Zeitpunkt des Austritts der

Trochlearisfasern aus dem Chiasma und ihr Absteigen in der Richtung auf den Obliquus zu, sowie des Aufsteigens der Kettenfasern des O. minor variirt, so dass mitunter die Trochlearisfasern bis in die Nähe der sich verdichtenden Orbitalwandung gelangen, ehe die aufsteigenden Kettenfasern sich ihnen anlegen können. In andern Fällen findet man dagegen Kettenfasern schon in der Nähe des Isthmus, ohne dass Trochlearisfasern aus dem Chiasma hervorgetreten seien.

In einem Falle ist es aber gelungen, die absteigenden Trochlearisfasern ohne Begleitung aufsteigender Kettenfasern nicht nur bis an die Orbitalwandungszellen zu verfolgen, sondern sogar durch dieselben hindurch bis an den Bauch des Obliquus superior, so dass sich hierdurch auf das Unzweifelhafteste ergab, dass der ganze Trochlearis ein Ausläufer der im Medullarrohr liegenden Neuroblasten sein muss, die ihn später bekleidenden Zellen und Kerne aber erst nachträglich durch die Kettenfasern an ihm hervorgebracht werden, — wie es zuerst NEAL behauptet hat. Dass aber die Kettenfasern in diesem Falle ausblieben, lag an einer Hemmungsbildung, die den ganzen Ophth. minor betraf, welcher auf beiden Seiten als Stummel ohne weitere Entwicklung am G. Gasseri liegen geblieben war.

In einer der aufsteigenden Kettenfasern gelang es eine Mitose zu beobachten, welche die ganze Breite der Faser einnahm, wodurch bewiesen ward, dass kein durchlaufender Faserstrang daneben vorhanden war, die Mitose vielmehr nur die Vergrößerung und Verlängerung der Kettenfaser selbst bezweckte. Von den Kettenfasern, welche sich bereits den Trochlearisfasern angeschmiegt haben, gehen gelegentlich Zweige aus, welche wiederum nach dem Typus der Kettenfasern gebaut sind und sogar über das Dach des Isthmus hinüber greifen, ähnlich wie bei *Torpedo*. Sie senken sich von oben her in das Dach des Isthmus ein.

An *Pristiurus*-Embryonen lässt sich auch die Art und Weise verfolgen, in welcher die Durchtrittscanäle des Trochlearis durch die spätere Orbitalwandung zu Stande kommen. Während der vergleichenden Anatomie zufolge nur ein Durchtrittscanal typisch sein soll, sieht man vielmehr, dass von Anfang an immer eine Mehrzahl von Canälen vorhanden sind, zumal da sich die Verdichtung der Mesenchymzellen, durch welche die Orbitalwandung zu Stande kommt, erst vollzieht, wenn die verschiedenen Zweige des Trochlearis bereits bestehen. Sie werden umwachsen; diese Umwachsung scheint

auch einigen der aufsteigenden Kettenfasern zu Theil zu werden, welche später zu Grunde gehen, so dass dann auch die Canäle sich schließen. Solche Canäle vereinigen sich häufig unter einander, zeigen zwei Eingänge und nur einen Ausgang oder umgekehrt. Je älter der Embryo ist, um so näher am Orbitalknorpel liegt meist die Spaltung des Trochlearis in Zweige, welche nach dem Durchtritt durch die Canäle oft in rechtem Winkel umbiegen, sich meist wieder an einander legen oder dem O. minor dicht anschmiegen, ohne aber mit ihm zu verschmelzen, und dann frontalwärts zum Obliquus superior weiter ziehen.

Scyllium catulus.

Die Scyllien schließen sich in allem Wesentlichen, was Entwicklung und Beziehungen des Trochlearis betrifft, *Pristiurus* und *Mustelus* an; sie erweisen sich aber als besonders lehrreich in der Aufdeckung der primitiven Beziehungen des Ophthalmicus minor zum M. obliquus superior und dadurch zum Ganzen der Mandibularhöhle. Es ist in diesem Betrachte nützlich, die Entstehung des O. minor und seine Beziehungen zum Obliquus und Trochlearis in eingehender Weise darzustellen.

Die Schicksale der Trigeminusplatte weichen bei *Scyllium* in keiner bemerkenswerthen Weise von denen ab, die wir bei *Pristiurus* und *Mustelus* fanden; Verhältnisse wie bei *Torpedo* treten uns nicht entgegen. Um so entwickelter aber ist das System des Ophthalmicus minor. So lange die vorderen Theile der Trigeminusplatte noch in cellulärem Zusammenhange mit den später zum Ganglion Gasseri werdenden hinteren und dem Haupttheile stehen, findet kein Auswachsen des letzteren an seiner äußeren und oberen Ecke statt: noch bei Embryonen von 10 mm Länge (XXXVI 24 III 6 ff.) sieht man auf Horizontalschnitten sowohl das G. Gasseri mit einem beträchtlichen Zellstrange dem I. Trigeminus-Neuromer sich anschmiegen (aus welchem Zellstrange später die vorderen Wurzelstränge werden!), und sieht gleichzeitig nach außen und vorn gerichtet die sehr zusammengeschnürte ehemalige Trigeminusplatte als primären Trochlearis schräg gegen das Ectoderm sich erstrecken — aber von einem Auswachsen der O. minor-Bahn ist noch keine Rede. Erst bei Embryonen von 12 mm Länge findet der Anfang dieser Bildung statt. Dann ist die vordere Partie der ehemaligen Trigeminusplatte in weitaus den meisten Fällen bereits der völligen Auflösung ver-

fallen, sowie das G. Gasseri nach oben und außen glatt abgerundet; erst nun beginnt ein Auswachsen desselben am äußeren oberen Rande (XXXVI 334 II 5 links) in Gestalt eines kleinen Zapfens, der sich vom Ganglion an das Ectoderm schiebt.

Bei einem andern Embryo von 12 mm, XXXVI 30, sagittal geschnitten, sieht man das G. Gasseri in seiner beginnenden Concentration, kann aber constatiren, dass es an seiner äußeren und oberen Circumferenz von einigen losen Ganglienleistenzellen umgeben ist, welche mit ihm in plasmatischem Zusammenhange stehen. Einige dieser Zellen liegen über ihm, andere vor ihm. Diese Zellen machen durchaus den Eindruck, als seien sie von der ursprünglichen Trigeminusplatte, welche sich zwischen Ectoderm und den Seitenplatten der Mandibularhöhle netzartig ausbreitete, übrig geblieben und gingen als solche auch in die Maschen über, welche wir, ebenso wie bei *Mustelus vulgaris* und *laevis*, auch bei *Scyll. catulus* als Anfangsformation des O. minor mehrfach wieder antreffen.

Ähnlich finden wir auch bei Embryo XXXVI 562, sagittal geschnitten, die Anfänge des O. minor als nach oben und nach vorn auswachsende Zellstränge, die sich an das Ectoderm begeben, wobei der dorsalst gerichtete sofort unter den Strang des O. major geht, welcher natürlich bereits über das G. Gasseri hinwegzieht. Die auswachsenden Stränge setzen sich mit einander in Verbindung, wie bei *Mustelus*, was man sofort bei Embryonen von 13 mm constatiren kann, und aus ihrem Zusammentreten entsteht zunächst ein nach vorn gerichteter, schmaler Strang, der neben dem Ectoderm verläuft.

Für die Beziehungen, die der O. minor später zu dem Obliquus superior gewinnt, ist es nicht unwichtig, gleich hier festzustellen, in welchen topographischen Beziehungen beide Gebilde von Anfang an zu einander stehen.

Bekanntlich entsteht der Obliquus aus den vorderen dorsalen Theilen der Mandibularhöhle, wie das ausführlich in der 23. Studie dargestellt worden ist. Es dürfte aber wichtig sein, wenigstens bei einem der hier geschilderten Selachier diese topographischen Beziehungen mit in die Darstellung der ontogenetischen Entwicklungen aufzunehmen, welche dahin führen, dass der Trochlearis in Verbindung mit Verzweigungen des O. minor die nervösen Bahnen bildet, welche den Obliquus innerviren.

Wenn noch die Trigeminusplatte mit ihrem schräg dorsalwärts

gerichteten Strange besteht, der sich nachher auflöst, geht die Commissur vom G. Gasseri zum G. mesocephalicum oben über den dorsalen Rand der Mandibularhöhle hinweg; an deren höchstem Punkte liegt das G. mesocephalicum und setzt sich als Strang resp. als späterer N. ophthalmicus profundus hinter der Augenblase und über der Prämandibularhöhle weiter fort. Man darf nun nicht vergessen, dass dieser Strang ursprünglich in einer der Anlage des Medullarrohres fast parallelen Richtung verläuft, wie er denn ja von Hause aus eine Verbindung der seitlichen Theile der Ganglienleiste des Vorderkopfes und nicht etwa ein peripherischer, nachträglich auswachsender Nerv ist. Dazu wird er erst durch die großen Umlagerungen und Veränderungen, welche sich mit der Hirn- und Kopfbeuge vollziehen. So geht denn auch dieser Strang über die dorsale Wandung der Mandibularhöhle hinweg, die z. B. bei Embryonen von 5 mm Länge von beträchtlicher Ausdehnung ist, XXXVI 158 I 18—22. Tritt nun die Hirn- und Kopfbeuge ein, so hat sie u. A. zur Folge, dass die Ausdehnung der Mandibularhöhlen-Blase verringert wird: sie wird von vorn und außen nach hinten und innen allmählich zusammengepresst, und gleichzeitig damit verringert sich die Ausdehnung der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum. Aber die Zusammenpressung der Mandibularhöhle erfolgt nicht von allen Seiten zugleich, vielmehr weicht die obere und vordere Partie dem Drucke dadurch aus, dass sie sich verlängert, während die etwas darunter liegende mittlere zusammengedrückt wird. Ich habe diesen Process in der 23. Studie bereits geschildert: er resultirt in der Bildung eines oberen äußeren sackförmigen Zipfels der Mandibularhöhle, aus welchem sich der Obliquus superior formt, und aus einem mittleren Stück, dessen innere Wandung sich sehr verstärkt und zum vorderen Theile des Rectus externus wird. Hier aber interessirt uns ganz besonders der schrittweise vor sich gehende Bildungsprocess des Obliquus superior und ganz besonders derjenige Theil des Processes, welcher die Lösung des Zusammenhanges mit dem übrig bleibenden Theil der Mandibularhöhle betrifft.

Die Gestalt-Veränderungen, welche die Mandibularhöhle erfährt, sind sehr complicirt, und da sie im Wesentlichen abhängig sind von den Gestalt-Veränderungen des Gesammtkopfes, würde es eine sehr umständliche Beschreibung erfordern, um sie im Zusammenhange darzustellen. Wir haben aber hier nur denjenigen Theil zu berück-

sichtigen, aus welchem Augenmuskeln werden, und das ist der obere; der untere Theil, der die Kaumuskulatur etc. liefert, muss zunächst unberücksichtigt bleiben.

An der Gestaltung der oberen Blase betheiligen sich außer der eigentlichen Kopfbeuge auch die allmähliche Vorwölbung des Augapfels und die Verbreiterung des gesammten Vorderkopfes. Beide Processe stehen in gewissem Zusammenhange; denn da durch die Hirn- und Kopfbeuge das weitere Vorwachsen des Kopfes bis zu gewissem Grade eingeschränkt wird, suchen alle den Kopf herstellenden Organe ihre weitere Entfaltung in der Breite. Und so wird denn auch die Hauptblase der Mandibularhöhle von vorn nach hinten zusammengedrückt und weicht nach innen, hauptsächlich aber nach außen aus. Letztere Bewegung hat zur Folge die Bildung eines Kniees an derjenigen Stelle, wo sich der Mandibular**schlauch** von der Haupthöhle sondert und später völlig loslöst. Aber auch der Haupttheil der oberen Blase erfährt eine Compression von vorn nach hinten, und da gleichzeitig eine Concentration und Volumzunahme des G. Gasseri stattfindet, welches zwischen der Mandibularhöhle und dem Ectoderm liegt, so drückt sich die Außenwand der Mandibularblase nach innen ein, während die oberste Partie der Blase, deren Wandung bis jetzt noch eine einfache Epithelschicht war, zu wuchern anfängt — der eigentliche Beginn des Obliquus superior. So steht es bei Embryonen von ungefähr 15 mm Länge.

Untersucht man nun auf solchem Stadium die gleichzeitige Bildung des Ophthalmicus minor, so kann man constatiren, dass derselbe in unmittelbarer Nachbarschaft der zu äußerst gelegenen dorsalen Partie der Mandibularhöhle aus dem G. Gasseri hervortritt und das oft beschriebene Maschenwerk zwischen dem Mandibularhöhlendach und dem darüber liegenden Ectoderm herstellt. Dabei ist aber nicht aus den Augen zu verlieren, dass dieses Maschenwerk vielleicht auch zellige Reste der ursprünglichen Trigeminusplatte enthält, d. h. also desjenigen Theils derselben, welcher in jüngeren Stadien als primärer Trochlearis bezeichnet wird und bis auf die Höhe des I. Trochlearis-Neuromers reichte, aber in seinem Zusammenhange allmählich aufgelöst ward. So zeigt der Embryo XXXVI 481 III 5—10 solche Reste, die sich als Zweig des O. minor darstellen, aber genau an der Stelle liegen, welche in jüngeren Stadien von jenen Resten der Trigeminusplatte eingenommen werden. Diese Anfänge des O. minor liegen also dorsal

von dem Dache der Mandibularhöhle und umfassen diejenigen Theile dieses Daches, aus welchem der Obliquus superior hervorgeht, stehen also von Anfang an mit demselben in topographischem Zusammenhang.

Andrerseits ist auch, nach wie vor, das G. mesocephalicum und seine Commissur zum Gangl. Gasseri dorsal von der Mandibularhöhle gelegen, verkürzt sich aber im selben Maß wie die Mandibularhöhle selber. Da nun an der Innenwand der Hauptblase der letzteren im Stadium von 15 mm eine zweite Verdickung Platz greift, aus welcher allmählich der vordere Abschnitt des Rectus externus hervorgeht, so ergeben sich mehrere feste Punkte, deren gegenseitige Lagerung und Beziehungen es erleichtern, das Gesammtresultat dieser, in ihrer phylogenetischen Bedeutung so wichtigen Umlagerungen festzustellen. Unterhalb der Rectus externus-Verdickung löst sich der Zusammenhang des Mandibularschlauches von der Hauptblase der Mandibularhöhle auf: beide werden selbständig. Oberhalb der Rectus externus-Verdickung verlängert sich die Haupthöhle zur Obliquus superior-Ausstülpung: innerhalb, aber zugleich über der Rectus externus-Verdickung liegt die sich immer mehr verkürzende Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, welche schließlich so kurz wird, dass das G. mesocephalicum wie ein Auswuchs des G. Gasseri erscheint; mit dem darüber liegenden, sich nach vorn und etwas nach innen ausziehenden Obliquus superior-Sack wächst auch der aus der äußeren, oberen Kante des G. Gasseri entspringende Ophthalm. minor nach vorn und verästelt sich dabei; mehrere seiner Zweige wachsen direct dorsalwärts durch die in Folge der Hirn- und Kopfbeuge immer enger werdende Sattelhöhle, die noch dazu durch die Einstülpungen des Ectoderms auch seitlich zusammengedrückt wird, und so begegnen diese aufsteigenden Zweige des O. minor dem später entstehenden absteigenden Trochlearis in der Gegend der Sattelhöhle. Bliebe nun die Obliquus superior-Ausstülpung in derselben Lage, die sie bei Embryonen von 15 mm hat, so würde der Trochlearis bei seiner absteigenden Entwicklung mittelst der aufsteigenden Zweige des O. minor die Wandung eines Stückes des oberen Daches der Mandibularhöhle innerviren, und zwar nicht etwa nur grade den äußersten Zipfel, sondern eine beträchtlich größere Strecke. Da aber das Auswachsen und Absteigen des Trochlearis erst in einer viel späteren Periode stattfindet, wenn der Embryo bereits 20 mm und mehr lang ist, so hat sich dann die ursprüngliche

»Ausstülpung« der dorsalen Wandung der Mandibularhöhle bereits zu einem langen, oberhalb des Auges verlaufenden Strange verändert, der sein Lumen aufgegeben hat und an seiner Spitze, resp. an seinem terminalen Abschnitt anfängt Muskelfasern herzustellen — eben den Bauch des Obliquus. Dieser Evolution des Muskels folgt der O. minor in so weit, als von seinem vorwärts wachsenden Hauptstrange immer noch Zweige dorsalwärts gerichtet werden; diese Zweige aber convergiren gegen die Mitte der Sattelhöhle, wo sie auf die absteigenden Trochlearisfasern warten; es entsteht also eigentlich ein Dreieck, dessen Basis der Stamm des O. minor, dessen Seiten die aufsteigenden Zweige, und dessen Spitze die Vereinigung derselben mit dem absteigenden Trochlearis bilden. Je weiter nun der Obliquus superior um den Bulbus oculi hinwegzieht, bis er ganz auf die vordere Seite desselben gelangt, um so länger wird die Grundlinie des Dreiecks, dessen Seiten die aufsteigenden Zweige des O. minor bilden, und es zieht sich nicht nur der Stamm des O. minor mit aus, sondern auch die Zweige rücken weiter nach vorn, an welchen entlang die absteigenden Fasern des Trochlearis bis an den Obliquus ziehen. So kommt das auffallende Verhältnis zu Stande, dass der Trochlearis resp. seine verschiedenen Zweige von hinten her an den Bauch des Obliquus treten; diejenigen Zweige aber, welche näher dem G. Gasseri dem Stamme des O. minor entsprangen und offenbar rein sensibel blieben, gehen zu Grunde oder finden ihren Verbreitungsbezirk innerhalb oder außerhalb der Orbitalwandung.

Es kann aber schwerlich bezweifelt werden, dass ehemals die ganze lange Ausstülpung des Obliquus erhalten blieb, Muskelfasern entwickelte und mit den Haupttheilen der Mandibularhöhle resp. den aus ihr hervorgehenden Muskeln in dauerndem Zusammenhang beharrte. Jetzt nun geht ein langes Stück dieser Ausstülpung, und zwar grade das, welches den bleibenden Obliquus mit dem Theil der Mandibularhöhle verband, aus welchem der vordere Theil des Rectus externus sich aufbaut, zu Grunde, und man kann an den Stadien zwischen 15 und 25 mm Länge diesen Auflösungsprocess verfolgen; es kann aber kaum bezweifelt werden, dass ehemals auch für dieses jetzt zu Grunde gehende Stück motorische Nervenfasern bestanden: sie existiren nicht mehr, und die O. minor-Zweige, welche diesem Stück der sich ausziehenden Mandibularhöhle entsprechen, gehen langsam auch ihrerseits zu Grunde.

Diese Thatsachen der ontogenetischen Entwicklung dienen dazu, das merkwürdige Factum erklärlich zu machen, dass in späteren Stadien der Trochlearisstamm oder seine verschiedenen Zweige durch einen oder mehrere Canäle der Orbitalwandung hindurch nach vorn an den Obliquus superior ziehen, dabei unter dem Stamm des O. minor hindurchtreten, ohne an ihn Fasern abzugeben, während doch anfänglich die Kettenfasern für den Trochlearis eben Zweige des O. minor sind. Den phylogenetischen Process, den diese ontogenetische Entwicklung recapitulirt und dadurch indicirt, will ich aber nicht an dieser Stelle, sondern in dem zusammenfassenden Schlusscapitel dieser Studie auseinander zu setzen versuchen.

Bei Embryonen von 15 mm Länge sieht man den O. minor-Auswuchs von der oberen äußeren Ecke des G. Gasseri dicht hinter der oberen Ausstülpung der Mandibularhöhle und neben dem Ectoderm, aber unterhalb des bereits beträchtlich nach vorn gewachsenen O. major vordringen; mit der ectodermalen Einstülpung in der Sattelgegend dringt er ebenfalls nach innen und zeigt hier maschenartige Verzweigung; ob an dieser sich Überreste der aufgelösten Trigeminusplatte betheiligen oder nicht, bleibt wie immer zweifelhaft: solche Elemente scheinen vorhanden zu sein, es ist aber schwer, es zu erweisen oder abzuweisen. Noch unterhalb, aber auch innerhalb des O. major-Verlaufes gehen aus dieser maschen- oder plattenartigen Verzweigung eine Anzahl unbestimmt verlaufender Ausläufer hervor, die nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Sie bestehen aus einzelnen unregelmäßig an einander gereihten Zellen mit großem dunklem Kern und graugelblichem Plasma, das hie und da bereits zu längeren Ausläufern sich gestaltet, besonders auch in schräg dorsaler Richtung. So ist es bei XXXVI 170.

Bei einem andern Embryo derselben Größe (XXXVI 481) wiederholt sich diese Anlage des O. minor-Systems: Anlagerung des ursprünglichen Auswuchses an die Hinterwand der Obliquus superior-Ausstülpung, mithin der dorsalen Wandung der Mandibularhöhle, maschenförmige Verbreiterung beim Beginn der Annäherung in den Sattelraum zufolge der ectodermalen seitlichen Einstülpungen. Bei diesem Exemplar aber zeigt sich eine interessante Abweichung von dem oben geschilderten Thatbestand. Wir treffen nämlich auf 481 III 5—8 auf einen schräg dorsal gerichteten, zusammenhängenden Strang, der sogar an einer Stelle eine kleine

Zellanhäufung besitzt und durchaus den Eindruck macht, als sei er aus einem Überrest der Trigeminusplatte hervorgegangen und als solcher in das System des O. minor übergegangen. Ob das der Fall, bleibt freilich wieder unentschieden. Die Verbindung dieses schräg dorsal gerichteten Stranges mit der normalen O. minor-Platte unterhalb und innerhalb des O. major-Stranges geschieht auf der Höhe der Verbindung des G. mesocephalicum mit dem Ectoderm — welche Verbindung sich bereits beträchtlich ausgezogen hat und im Begriff steht, eine kräftige Placode zu liefern — genau wie wir es bei *Pristiurus* und in besonders ausgeprägter Weise bei *Mustelus* fanden.

Bei einem Embryo von 16 mm, XXXVI 102, sehen wir bereits wesentliche Veränderungen. Die Nachbarschaft des O. minor zur Mandibularhöhle beginnt sich zu lockern, zumal da die Mandibularhöhle selbst zu zerfallen beginnt. Es tritt dabei eine Erscheinung auf, die ich schon bei früheren Gelegenheiten hervorgehoben habe: es treten Blutkörperchen im Innern der Mandibularblase auf. Diese Erscheinung hängt, wie ich schon früher (23. Studie pag. 39) andeutete, mit der Auflösung der Wandungen der Mandibularhöhle zusammen, durch welche freie Communication mit den umliegenden, wandungslosen Bluträumen hergestellt wird, deren Inhalt nun gelegentlich den leeren Raum der Mandibularhöhle bis in das Lumen sowohl des späteren Obliquus superior, wie auch des Adductor mandibulae-Schlauches anfüllt.

Der O. minor-Stamm hat sich jetzt von der maschenartigen Plattenbildung zu einer Trifurcation weiter entwickelt, die innerund z. Th. unterhalb des O. major-Stranges zu sehen ist. Zwar hängen die drei Hauptfaserstränge auch noch weiter durch Ausläufer mit einander zusammen; und einige Kettenfaser-Zweige gehen hier und da ab, um im Mesenchym sich zu verlieren, aber die drei Zweige lassen sich auf mehreren Schnitten verfolgen, zum Theil parallel dem O. major, der eine aber schräg dorsal gerichtet gegen die Sattelhöhlung. Letztere interessirt uns insofern am meisten, als zumeist aus ihm die aufsteigenden Zweige für den Trochlearis hervorgehen, die wir in späteren Stadien antreffen. Immerhin aber betheiligen sich auch die anderen beiden Äste durch Zweige an diesem Process. A l l e s i n A l l e m a b e r z e i g t d i e A u s b i l d u n g d e s O. m i n o r - S y s t e m s b i s z u d i e s e m S t a d i u m k e i n e S p u r e i n e r l o c a l i s i r t e n B a h n, d i e z u b e s t i m m t e n F u n c t i o n e n f ü h r e n k ö n n t e: v i e l m e h r m a c h t s i e d e n E i n d r u c k e i n e r

ins Unbestimmte gerichteten Evolution von Ganglienleisten-Zellen, die vielleicht einstmals andre Aufgaben zu erfüllen hatten.

Bei einem andern 16 mm langen Embryo, XXXVI 484, sieht man, wie aus dem Stamm des O. minor, in der Nähe der maschenartigen Platte, ein kleiner Zweig dorsalwärts aber rückwärts gerichtet abgeht, als wollte er direct auf das Trigeminus-Neuromer I hinziehen. Diesen rückwärts gerichteten Zweig trifft man auch an andern Embryonen ziemlich häufig. Danach tritt der Stamm über die Spitze der Obliquus superior-Ausstülpung, welche noch ein kleines Lumen aufweist, also noch in cellulärem Zusammenhang mit dem Haupttheil der Mandibularhöhle steht; er zieht zwischen ihr und dem Strang des O. major nach vorn, erfährt hier die Theilung in drei oder vier, durch Zellbrücken mit einander noch verbundene Zweige, welche etwas divergiren, aber offenbar durch die Krümmung, welche als Folge der Hirn- und Kopfbeuge fortdauernd auf alle bestehenden oder sich weiter entfaltenden Bildungen des Kopfes einwirkt, auch gebogen werden und unter dem gleichfalls gebogenen Laufe des O. major frontalwärts ziehen, mit Ausnahme des dorsalsten dieser Zweige, welcher wiederum besonders bestimmt erscheint, die späteren aufsteigenden Zweige für den Trochlearis zu liefern. Diese 3 oder 4 Zweige bilden aber einstweilen noch ein Maschenwerk, welches wiederum den Eindruck einer unfertigen und unbestimmten Structur macht, aus der man, so wie sie liegt, nicht zu eruiren im Stande wäre, wozu sie eigentlich da sei.

Ich beschreibe nun Verhältnisse des 17 mm langen Embryos XXXVI 489. Man trifft gleich bei Beginn des Austritts des O. minor-Stammes aus der oberen Ecke des G. Gasseri auf eine charakteristische Anomalie, nämlich auf einen Fortsatz dieses Stammes gegen die Mandibularhöhle zu (489 III 11 und 490 I 1), welche die Vermuthung steigert, dass sich hier Reste der ursprünglichen Ganglienleiste finden, welche von Hause aus zwischen der Außenwand der Mandibularhöhle und dem Ectoderm gelegen seien und eigentlich bestimmt waren, hier ein volleres System peripherer Nerven herzustellen, als jetzt, bei der Reduction und gänzlichen functionellen Umwandlung der aus der Mandibularhöhle hervorgehenden Muskulatur, Verwendung finden. Hier also liegt ein solches Klümpchen Zellen der Mandibularhöhlenwandung dicht an, durch einen Stiel mit dem Stamm des O. minor verbunden. Gleich

darauf geht jener rücklaufende Zweig von der andern Seite des Stammes ab, unter dem Strang des O. major, während der Stamm weiter vorwärts, zwischen Obliquus-Ausstülpung und O. major verläuft, bis zu seiner Spaltung in mehrere Strahlen, die, wiederum in netzförmiger Verbindung stehend, divergirend auseinander laufen, aber mit ihren terminalen Zellen oder deren Ausläufern im Mesenchym der Sattelbeuge ihr vorläufiges Ende finden. Die netzförmige Verzweigung liegt übrigens nicht in einer Ebene, vielmehr bildet sie Maschen, welche der Höhe, der Länge und der Tiefe nach zusammenhängen, also eine Art von Korbgeflecht bilden, wobei nicht selten auch Placoden-Reste des G. mesocephalicum dazwischen gefunden werden, wie denn sogar auch gelegentlich Faser- oder Zellstränge des G. mesocephalicum an die Vorder- resp. Unterseite der Obliquus superior-Ausstülpung gehen.

Der sonderbare Zweig, der vom O. minor-Stamm an die Mandibularhöhle geht, welcher oben beschrieben ward, findet sich auf beiden Seiten dieses Embryos, auf der zweiten Seite 496 II 3—5 sogar noch ausgebildeter als auf der andern, so dass man in der That die Vorstellung gewinnt, als handle es sich um die Recapitulation eines ehemaligen Nervenstranges, der auf dem Wege vom Trigeminus-Neuromer I durch das obere Stück des G. Gasseri für die Muskulatur der Mandibularhöhle bestimmt gewesen wäre. Er mag für die phylogenetische Geschichte des G. Gasseri nicht ohne Bedeutung sein.

Das nächste Stadium, ein Embryo von 18 mm Länge, XXXVI 498, zeigt eine wesentliche Längszunahme des Stammes des O. minor, zugleich bei sehr wahrnehmbarem Anschluss der Gesammtrichtung der Nerven an die immer weiter fortschreitende Umrollung aller Gebilde des Vorderkopfes zufolge der sich immer noch steigernden Hirn- und Kopfbeuge. Die Sattelhöhle macht fast den Eindruck, als sei sie die Achse, um welche diese Umrollung sich vollzieht, und da hier die Spaltung des O. minor in die korbgeflecht-artig verbundenen Zweige stattfindet, so prägt sich diese Umroll-Bewegung fast in der Gestalt dieses Korbgeflechtes aus, das in der Richtung dieser Drehung ausgezogen erscheint. Eigentliche aufsteigende Zweige zur Aufnahme des absteigenden Trochlearis sind noch nicht gebildet — wohl aber macht sich mehr und mehr ein frontalwärts gerichtetes Verlängern der beiden unteren Äste dieses Korbgeflechtes bemerkbar, welche sich allmählich zu den Hauptsträngen des O. minor entwickeln und unterhalb des O. major-Stranges verlaufen.

In diesem Stadium macht sich am Obliquus superior eine Differenzirung der ursprünglich einfachen, sackartigen Ausstülpung der Mandibularhöhle bemerklich. Diese Ausstülpung steht noch immer im Zusammenhang mit der eigentlichen Mandibularhöhle, das Lumen beider ist noch vorhanden, wenn auch nur als ein schmaler Spalt; aber ebenso wie an der eigentlichen Mandibularhöhle die hintere Wandung mit ihrer Wucherung des Rectus externus-Bauches weitaus in den Vordergrund tritt, und der Rest der Wandungen langsam dem Verfall entgegen geht, so wuchert auch die Spitze der Obliquus superior-Ausstülpung und beginnt mit der Faserbildung, während der untere Abschnitt, welcher die Verbindung mit der eigentlichen Mandibularhöhle bildet, an dieser Wucherung und Faserbildung nicht Theil nimmt, sondern sich nur immer mehr verlängert. Die Grenze zwischen der eigentlichen Mandibularblase und der Obliquus-Ausstülpung bildet die Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum oder, sobald diese sich so verkürzt, dass sie als Commissur verschwindet, das G. mesocephalicum selbst — eine Ortsbestimmung, durch welche sich auch die Darstellung der Veränderungen erleichtert, welche die Obliquus-Ausstülpung durchmacht. Der obere Theil der Ausstülpung beginnt also in diesem Stadium mit der eigentlichen Faserbildung, was sich besonders dadurch kennzeichnet, dass die Kerne sich verlängern und das Plasma sich auszieht. Diese sich ausziehenden Zellen lassen aber an der Spitze der Ausstülpung eine Art von Bifurcation ihrer Gesammtmasse erkennen: der eine Theil der Zellen geht etwas mehr nach vorn, der andre etwas mehr nach oben, als sollten zwei getrennte Ansatzpunkte resp. auch Muskelbäuche hergestellt werden. Diese Trennung in diesem relativ späten Stadium erinnert durchaus an die Trennung der Obliquus-Anlage bei *Torpedo*, über welche ich schon ausführlich in der 23. Studie pag. 38 berichtet habe, die aber bei *Torpedo*, entsprechend der von Hause aus mehr differenzirten Anlage der Mandibularhöhle, auch schon von Anfang an besteht und von mir als Anzeichen davon angesehen ward, dass in die Composition des Obliquus superior von Anfang an Elemente zweier Metameren eingehen. Wir werden später sehen, dass der Obliquus auch der Squaliden solche Andeutungen der Composition aus mehr als einem Metamer enthält: hier möchte ich darauf hinweisen, dass schon in diesem Stadium in der Sonderung der Fasermasse der Obliquus-Ausstülpung ein Anzeichen dieser ursprünglichen Zusammensetzung erblickt werden könne. Wir werden auf diese

Zweitheilung des Obliquus zurückzukommen haben bei der weiteren Schilderung der Differenzirung sowohl des O. minor als auch des Trochlearis.

Ein Embryo von 19 mm Länge, XXXVI 506, lässt nun folgende Weiterentwicklung erkennen. Das Ganglion Gasseri beginnt, ebenso wie das dahinter liegende G. geniculi s. facialis, eine knieförmige Gestalt anzunehmen, wobei die obere Portion, aus welcher der O. minor hervorwächst, sich genau so gestaltet, wie die des G. geniculi, aus welcher der O. major entspringt. Und da Beide in gleicher Weise von den fortgesetzten Wirkungen der Hirn- und Kopfbeuge betroffen werden, so weisen Beide eine leichte Krümmung auf, die sich auch auf die von ihnen ausgehenden Nerven weiter erstrecken. Die Krümmung geht um den ideellen Mittelpunkt der Sattelhöhle herum, dabei bewahren aber beide Nerven gegenseitig ziemlich denselben Abstand von einander mit Ausnahme derjenigen Ramification des O. minor, welche in das Innere des Sattelraumes und für den noch immer nicht zum Auswachsen gelangten Trochlearis bestimmt ist. Die obere Partie des G. Gasseri, welche so lange nur eine Art Ecke des Ganglion war, und aus der der Stamm des O. minor hervorwuchs, verlängert sich, und damit gerathen auch eine Menge Ganglienzellen in eben diesen Stamm des G. minor, der sich aber sofort in zwei fast gleich starke Äste spaltet, einen oberen und einen unteren. Der obere sendet unmittelbar nach der Spaltung einen Zweig ab, der unter dem O. major dorsalwärts zieht; dann ziehen beide Äste in nächster Nachbarschaft nach vorn, wobei sie durch vielfache Maschenbildung das korbartige Geflecht bilden, das schon auf den früheren Stadien beschrieben ward und mit jedem weiteren Stadium complicirter wird. Aus diesem Geflecht gehen nach Innen in die Sattelhöhle kurze Ausläufer, hauptsächlich wohl Abkömmlinge des oberen Astes, während der untere Ast mit zwei neben einander laufenden Zweigen unterhalb des O. major neben dem Ectoderm weiter nach vorn vordringt, über den Bulbus oculi hinweg bis in die Gegend der Nasen-Einstülpung resp. der späteren Stirngegend. Eigentliche aufsteigende Zweige zur Aufnahme absteigender Trochlearis-Zweige sind noch nicht zu erkennen, obschon mancherlei Tendenzen dazu in dem Korbgeflecht im Innern der Sattelhöhle nicht zu verkennen sind.

Leider fehlen mir Embryonen von 20 mm sagittal geschnitten, so dass ich einen kleinen Sprung machen und zu einem Embryo von 21 mm, XXXVI 514, übergehen muss. Auch bei ihm handelt

es sich noch in allem Wesentlichen nur um eine Steigerung der bisher vorhandenen Elemente und Beziehungen, nicht um Einführung eines dieselben wesentlich verändernden Factors. Was das Topographische anlangt, so hat sich die Obliquus-Ausstülpung verlängert und gleichzeitig weiter über den Augenball hinaufgeschoben; immerhin aber besteht noch ein schmales Lumen in dem Verbindungsstrange zwischen dem eigentlichen Obliquus und den Resten der ursprünglichen Mandibular-Blase. Die Obliquus-Masse selbst zeigt eine immer mehr zunehmende terminale Verbreiterung: dieselbe ist bestimmt, die Insertion des Muskels an den Elementen der späteren Orbitalwand vorzunehmen, welche jetzt freilich noch als ziemlich indifferente Mesenchymzellen zwischen Bulbus oculi und Sattelhöhle sich vorfinden. Aber auch bei dieser Ausbreitung der Insertionsabschnitte des Muskels lassen sich doch die bereits früher beobachteten zwei Abtheilungen desselben unterscheiden, von denen die eine als vordere äußere, die andre als hintere innere bezeichnet werden kann.

Die Gestaltung des O. minor und seiner Beziehungen zum Obliquus sind sehr interessant, insofern als aus der Bifurcation seines Stammes und durch die Bildung jenes maschenartigen Korbgeflechtes auch der Obliquus mit einigen Zweigen resp. Maschen bedacht wird, die theils über, theils vor und unter ihm sich finden und die ersten nervösen Elemente vielleicht auch sensibler Natur darstellen, die diesem Muskel eignen. Welche Beziehungen diese Abkömmlinge des O. minor-Systems zu dem erst später zu dem Obliquus gelangenden Trochlearis haben, sahen wir schon bei *Mustelus* und *Pristiurus*: wir werden es in noch viel klarerer Weise hier bei *Scyllium* erkennen.

Es möge zugleich hier erwähnt werden, dass auch aus Elementen des G. mesocephalicum und seines zum Ectoderm vordringenden zellreichen Fortsatzes in Gestalt verschieden großer und verschieden zahlreicher Placoden nervöse Elemente sich in der Nähe — meist unterhalb — des Obliquus vorfinden und gelegentlich mit denen des O. minor-Systems in Verbindung treten.

Von dem Stamm des O. minor, welcher bei diesem Embryo schon sehr stark ist, gehen keine isolirten Zweige ab; erst bei dem Beginn jenes maschenartigen Korbgeflechtes trifft man auf Ausläufer, welche zum Theil, wie schon erwähnt, zum Obliquus, andre, stärkere, welche dorsalwärts in das Mesenchym der Sattelgrube sich begeben,

zunächst aber nur, um das Maschenwerk fortzusetzen, ohne wirkliche aufsteigende Zweige zu bilden. Frontalwärts aber setzt sich der O. minor in zwei Ästen weiter fort, dabei sich dem gebogenen Laufe des O. major anschließend.

Bei einem Embryo von 22 mm Länge, XXXVI 524, finden wir nun neue Elemente. Während die Obliquus-Ausstülpung sammt dem allmählich aus einem Schlauche zum Strang gewordenen Verbindungsstück zur Mandibularhöhle, ebenso wie das ganze O. minor-System und der O. major-Strang, sich wie auf einer in bestimmtem Tempo gedrehten Walze, deren Achse in der Sattelhöhluug liegt, um den Bulbus oculi herumdrehen und jetzt bereits auf der dorsal-höchsten Stelle desselben angekommen sind, wachsen einige Zellen des maschigen Korbgeflechtes des O. minor in das Innere der Sattelgrube hinein zwischen die Mesenchym-Elemente und treffen dort endlich zusammen mit nackten, kernlosen, feinen Ausläufern des von dem Chiasma herkommenden Trochlearis. Dieses Zusammentreffen lässt sich auf der einen Seite mit vollster Bestimmtheit constatiren — auf der andern Seite aber verlaufen die nackten Endfasern des Trochlearis, soweit es sich constatiren ließ, innerhalb der Mesenchym-Elemente, ohne mit Ausläufern des O. minor-Systems in Beziehung zu treten. Die Localität, wo die Fasern des Trochlearis mit Elementen des O. minor-Systems in Contact treten, befindet sich also bei diesem Embryo grade im Centrum der Sattelhöhle. Zwischen dieser Localität und dem Chiasma konnte ich keinen Kern an den hellgelben feinen Trochlearisfasern nachweisen, die in gleichmäßiger Stärke in verschiedenen Ebenen, das Mesenchym durchsetzend, vordringen.

Hervorzuheben ist von diesem Embryo noch, dass Placoden aus dem Bereiche des G. mesocephalicum auch dem Obliquus superior dicht angelagert sind, ja dass sogar aus solchen dem Muskelbauche dicht anliegenden Placoden Fasern auswachsen und sich vielleicht den Fasernetzen beimischen, welche von Zellen des O. minor an den Obliquus gehen, wie auf XXXVI 532 I 8—10.

Ein Embryo von 23 mm Länge, XXXVI 534, zeigt ziemlich gleiche Zustände, wie der vorhergehende; bemerkenswerth ist nur, dass das Verbindungsstück des Obliquus zur Mandibularhöhle zwar länger geworden ist, aber noch deutlich sein Lumen behalten hat — soweit gehen die diesbezüglichen Entwicklungen in ungleichem Tempo vor sich. Vom O. minor-Stamm geht vor der Verzweigung zu dem

maschenartigen Korbgeflecht ein dorsaler Zweig ab, welcher dicht unter dem darüber liegenden O. major-Strang dorsalwärts ziehend sich auf weiter Strecke an das darüber liegende Ectoderm verzweigt. Danach folgt grade neben und über dem auf der Dorsalhöhe des Bulbus oculi angekommenen Obliquus-Bauche das O. minor-Geflecht, vor dem unmittelbar an seinem Beginn ein kräftiger Zweig sich in das Innere der Sattelgrube begibt, dort mit andern Ausläufern des Geflechtes communicirt und dann Ausläufer noch weiter ins Innere und zugleich dorsalwärts gerichtet aussendet, mit denen der in zahlreichen feinen Fasern soweit abwärts gewachsene Trochlearis seinen Zusammenhang aufnimmt; und wiederum erkennt man dorsalwärts von diesem Zusammentritt an den Fasern des Trochlearis bis hinauf zum Chiasma keinen ihnen zugehörigen oder angelagerten Kern!

Auf der andern Seite desselben Embryo ist das Korbgeflecht des O. minor noch ausgedehnter und fängt auch schon früher an, ja, es macht den Eindruck, als sei ein von ihm ausgehender Zweig auf den Verbindungsschlauch gerichtet, der den Obliquus superior noch mit der Mandibularhöhlenwand zusammenhält. Jedenfalls gibt es auch einen beträchtlichen, sich an das Ectoderm verzweigenden Ast des O. minor in gleicher Gegend. Fasst man nun den Obliquus selber ins Auge, so kann man einen feinen Faserstrang bemerken, der vom Sattelraum her gegen seine am meisten nach innen gelagerten Fasern vordringt und mit ihnen in Contact tritt. Dieser Faser liegt zwar ein Kern an, aber sie macht den Eindruck, eine bereits soweit vorgedrungene wirkliche Trochlearisfaser zu sein — was ich freilich durchaus dahin gestellt lassen muss. Im Innern des Sattelraums treffen wir auch auf dieser Seite auswachsende Zweige des O. minor, welche mit langen Kernen und noch längeren plasmatischen Ausläufern sich mit den entgegenwachsenden feinen Trochlearisfasern verbinden. Ob schon aufsteigende gekernte O. minor-Ausläufer weiter hinauf am Trochlearis gewachsen seien, kann ich leider an Sagittalschnitten nicht entscheiden — darüber werden schräge Horizontalschnitte uns weiter unten Auskunft geben.

In Ermangelung eines sagittal geschnittenen Embryo von 24 mm wende ich mich nun zu dem Embryo XXXVI 545, der 25 mm lang ist.

Bei diesem Embryo finden wir den langen Verbindungsstrang des Obliquus mit der Mandibularhöhle wesentlich reducirt,

ein Lumen existirt nicht mehr — ja, die Wandungen der Mandibularhöhle selbst sind verschwunden, und nur der Bauch des Rectus externus zeigt die Stelle an, von wo der Verbindungsstrang ursprünglich ausging. Histologisch besteht in diesem Stadium der Verbindungsstrang aus wenigen ausgezogenen Zellen mit langem Kerne; die Zellen dürfte man Fasern nennen, d. h. sie erscheinen eben als in der Umwandlung zu Muskelfasern begriffene Zellen; dass sie diese Umwandlung nicht erreichen, vielmehr vorher zu Grunde gehen, ist eine andre Sache. Der Bauch des eigentlichen Obliquus ist derweil beträchtlich angeschwollen und besonders an seinem hinteren und oberen Theil abgerundet. Auffallenderweise bemerkt man im Innern dieses Bauches, zumal auf der inneren Hälfte, zwei Höhlungen, in denen Kerne, Fasern und plasmatische Theile sich finden, die von den übrigen, den Muskelbauch aufbauenden Elementen verschieden zu sein scheinen. Sie durchsetzen den Bauch des Muskels auf der Linie, welche den oberen, inneren und hinteren Theil desselben von dem vorderen und äußeren trennt. Diese Kerne und Fasern machen den Eindruck, nervöser Natur zu sein. Bei diesem Embryo zeigen sie sich auf XXXVI 547 II 9 und 10, III 1—7. Wir werden noch weiterhin von ihnen handeln. Auf dem Schnitte III 8—12, d. h. so weit wie der Obliquus-Bauch nach innen reicht, treffen wir nun deutlich Fasern, die ganz mit denjenigen übereinstimmen, aus denen das Maschenwerk des O. minor besteht. Verfolgen wir diese Fasern weiter, so führen sie uns in das Innere des Sattelraums; zugleich aber scheint es, dass sie an ihrem distalen Ende, wo sie mit dem Obliquus-Bauch zusammenstoßen, auch Verbindungswege zu dem darüber liegenden, sehr kräftig gewordenen Geflechte des O. minor besitzen. Dieses Geflecht liegt z. Th. dicht über dem Bauch des Obliquus und zeigt zwar noch mancherlei Maschen und Netze, aber zugleich auch eine entschiedene Tendenz zur Ausbildung zweier Hauptstränge, die sich parallel dem O. major-Strange vorwärts entwickeln. Von dem Stamme des O. minor selbst geht bei diesem Embryo kein Zweig an das Ectoderm oder in die Sattelhöhle: alle Verzweigung beginnt erst bei dem Geflechte und in der Nähe des Obliquus.

Auf der andern Seite desselben Embryos haben wir Alles in Allem dieselben Verhältnisse, können aber mit größerer Bestimmtheit feststellen, dass die Fasern, die sich unmittelbar an den Bauch des Obliquus begeben, sowohl mit dem Maschennetz des O. minor zusammenhängen, als auch in die Fasern sich fortsetzen,

welche in den Innenraum der Sattelhöhle vordringen. Es ist aber bemerkenswerth, dass auf dieser Seite ein sehr viel beträchtlicheres Maschenwerk unmittelbar den Obliquus von seiner inneren und vorderen Seite her umfasst und dass dieses Maschenwerk durch mehrere und kräftige Brücken mit dem Haupttheil des O. minor verbunden ist, so dass eine ursprüngliche Zusammengehörigkeit desselben mit dem Obliquus schwerlich in Abrede gestellt werden kann. Es ist ebenfalls wichtig, hervorzuheben, dass auch hier die beiden Theile des Obliquus sich bemerklich machen, da jeder von ihnen durch besondere Fasern mit dem Maschenwerk des O. minor verbunden ist.

Es ist ferner bemerkenswerth, dass auf dieser Seite ein Zweig vom Stamme des O. minor nach außen und oben sich abtrennt, ehe die maschenförmige Zertheilung desselben beginnt, und dass dieser Zweig sich an das Ectoderm begibt und sich an demselben vertheilt.

Was nun die Zweige betrifft, welche sowohl vom Maschenwerk selbst abgehen, als auch von denjenigen Stücken desselben, die mit dem Obliquus im Zusammenhang stehen, so lassen sie sich z. Th. nur schwer in continuo durch das Mesenchym in das Innere der Sattelhöhle verfolgen. Erst wenn sie im Innern derselben angelangt sind und nun in der Schnittrichtung fast parallelem Laufe weiter dorsalwärts ziehen, kann man sie wieder mit Leichtigkeit auffinden und feststellen, dass sie bereits viel weiter dorsalwärts hinaufgestiegen sind, als bei den früheren Stadien. Da aber dieser Theil des Entwicklungsprocesses auf schräg-horizontalen Schnitten viel klarer verfolgt werden kann, so übergehe ich hier seine weitere Darstellung.

Es folgt nun ein sagittal geschnittener Embryo von 27 mm Länge, XXXVI 558. Zunächst möchte ich constatiren, dass ein Theil des Verbindungsstranges vom Obliquus zur Mandibularhöhle auch jetzt noch existirt und am oberen hinteren Theil des Bulbus als ein schmales, aus langgestreckten Faserzellen bestehendes Stück eines Kreisbogens gefunden wird. Es scheint als ob seine Verbindung mit dem eigentlichen Obliquus ebenso gelöst sei, wie mit dem als Rectus externus bestehenden Rest der Mandibularhöhlenblase; man muss sich aber bei der Feststellung dieser Verhältnisse hüten, den auf der Oberseite des Bulbus, dicht am Insertions-Ende des Obliquus vordringenden Rectus superior, dies Theilproduct der Prämandibularhöhle, mit dem Rest des Mandibularhöhlen-Obliquus-Stranges zu verwechseln. Der Obliquus selbst ist nun

schon über die Spitze des Bulbus hinweg auf den vorderen Quadranten gerückt; seine Gestalt ist verlängert, eine Composition aus zwei Theilen ist kaum mehr wahrzunehmen. Wohl aber trifft man wieder auf die bereits auf pag. 343 erwähnten, in rundlichen Lücken des Muskelbauches gelegenen Zellreste, die ich als nervös betrachte. An manchen Stellen machen sie den Eindruck versuchter Faserbildung, an andern wieder des Kernzerfalls (XXXVI 567 I 5—9).

An der Innenseite des Obliquus trifft man auf Faserstränge, welche aus dem Gebiet des O. minor herstammen: sowohl an das dem Bulbus sich anheftende Ende des Muskelbauches, wie auch an das der Orbitalwandung sich inserirende zeigen sich solche zum Muskel tretende Fasern. Über die Beziehungen dieser Fasern zum O. minor-System und zum Trochlearis wird später gesprochen werden. Hier will ich nur noch hervorheben, dass die O. minor-Stränge sich dem Obliquus-Bauch stellenweise dicht anlagern, dass aber die bisherige Bildung eines maschenartigen Korbgeflechtes verschwindet und einer einfachen Strangbildung Platz macht, mit gelegentlichen Ästen und Zweigen, die aber nicht mehr unregelmäßig hin und her fahren und zahlreiche Anastomosen bilden, vielmehr im Begriff zu sein scheinen, bestimmte Bahnen zur Ausübung bestimmter Innervationen einzuschlagen. So geht denn auch ein kräftiger Zweig von dem Stamme aus, ehe derselbe in die Nähe des Obliquus kommt.

Bei einem Embryo von 29 mm Länge, XXXVI 569, ist keine Spur jenes Verbindungsstranges des Obliquus zur früheren Mandibularhöhle mehr erhalten, der Obliquus selbst ist schon ganz auf der Höhe des vorderen Quadranten des Bulbus oculi vorgerückt und beträchtlich in die Länge gezogen. Über ihm verläuft der ziemlich kräftig gewordene Strang des O. minor, von dem ein Zweig abzugehen *scheint*, der sich an den Anfang, d. h. das dem Bulbus oculi zunächst liegende, abgerundete Stück des Obliquus begibt. Dieser Zweig aber liegt dem Strang des O. minor jetzt nur noch an, ein wirklicher Faserzusammenhang scheint nicht mehr zu existiren; verfolgt man den Zweig rückwärts in seinem weiteren centralwärts gerichteten Laufe, so führt er unter dem Lauf des O. minor durch und geht mit verschiedenen Windungen in die Nähe der sich bereits zu Vorknorpel verdichtenden Orbitalwandung, geht durch dieselbe hindurch und mündet schließlich in den Stamm des Trochlearis, stellt sich also als einen distalen Ast des

Trochlearis dar. Ein andrer Strang geht an den weiter nach vorn gelegenen, seinem späteren orbitalen Anheftungsbezirk näher liegenden Theil des Obliquus heran und scheint noch mit dem Hauptstrange des O. minor in Zusammenhang zu stehen — die Entscheidung, ob das der Fall, ist hier nicht leicht, — geht aber gleichfalls durch die beginnende Orbitalwand und bildet einen zweiten distalen Zweig des Trochlearis. An andern, schräg geschnittenen Embryonen wird das klarer zu erkennen sein. Vom Stamm des O. minor geht wiederum ein beträchtlicher Zweig über das Auge an das Ectoderm. Von einem maschenartigen Nervengeflecht des O. minor ist auch hier nichts mehr zu sehen: derselbe bildet einen kräftigen Strang, der sich auf der Höhe des Obliquus spaltet und mit zwei etwas weniger kräftigen Ästen unterhalb des O. major frontalwärts zieht.

Bei einem Embryo von 33 mm Länge, XXXVI 583, hat sich der Obliquus superior mit seinen terminalen Fasern schon an den in Bildung begriffenen Präorbital-Fortsatz der Orbital-Wandung[1] angesetzt, geht also seiner definitiven Gestaltung entgegen. Darüber verläuft der beträchtlich angewachsene Strang des O. minor, dicht über diesem der noch stärkere O. major — die distalen Zweige des Trochlearis aber gehen unter dem O. minor, demselben dicht angelagert, durch und vertheilen sich an den beiden Theilen des Obliquus.

Soweit wollte ich die Entwicklung dieser beiden Gebilde, des Obliquus superior und des Ophthalmicus minor, an Sagittalschnitten schildern, um ihre Zusammengehörigkeit ins richtige Licht zu setzen und die Dislocationen hervortreten zu lassen, die sie gemeinsam erfahren.

Die Beziehungen beider zum Trochlearis festzustellen, bedarf es aber andrer sowohl in horizontaler als in schräger Richtung geführter Schnitte; letztere möglichst parallel dem Laufe der Trochlearisfasern, die sich erst in Stadien von ca. 20 mm Länge finden, geführt, treffen den Obliquus sowohl wie den O. minor quer und lassen die Beziehungen beider zu einander und zum Trochlearis viel sicherer beurtheilen, als Sagittalschnitte. Ich gehe nun zu der Beschreibung sol-

[1] Über Entstehung und Differenzirung dieser Knorpel-Anlagen des Craniums enthalte ich mich zunächst jeder weiter gehenden Mittheilung; dieselben können nur nach Erledigung einer Menge andrer Fragen eine ausreichende Behandlung finden.

cher horizontaler sowie schräger, d. h. horizontal-quer gerichteter Schnitte über.

Ich benutze die Darstellung der Horizontalschnitte gleichzeitig zur Veranschaulichung der Verhältnisse der Trigeminusplatte resp. der Entstehungs- und Vergehungsgeschichte des primären Trochlearis, soweit sie für die Fragen nach der morphologischen Bedeutung des Trochlearis, des O. minor und des Obliquus superior in's Gewicht fallen.

Bei Stadien von 5 mm Länge, XXXVI 296, ist bereits der Anfang der Hirnbeuge eingetreten, die vier Neuromeren (Trochlearis-Neuromer 1 und 2, Trigeminus-Neuromer 1 und 2) beginnen schon sich topographisch zu differenziren. Das Trochlearis-Neuromer 1 zeigt auf seiner dorsalen Kuppe, die bei Horizontalschnitten bereits fast auf dem Querschnitt getroffen wird, die mittlere Gruppe von Ganglienleistenzellen, welche den Ort des späteren Chiasmas, resp. die Spitze des Isthmus anzeigen. Von dort aus begleiten Ganglienleistenzellen in dünner Schicht beide Seiten der genannten Neuromeren; nur auf den Seiten des beträchtlich voluminöseren Trigeminus-Neuromer 1, das sich entsprechend nach beiden Seiten hervorwölbt, schwillt auch die Ganglienleiste beträchtlicher zur Bildung der Grundlage des späteren G. Gasseri an, während das Trigeminus-Neuromer 2 ohne zugehörigen Abschnitt der Ganglienleiste und auch wesentlich geringer an Ausdehnung und seitlicher Vorwölbung bleibt.

Auch bei einem Embryo von 6 mm, XXXVI 298, sind diese Verhältnisse im Wesentlichen dieselben, nur fängt das Trigeminus-Neuromer 2 auch an, an Volum zuzunehmen und sich seitlich mehr zu wölben, die Anlage des G. Gasseri beginnt, sich über die Vertiefung zwischen den beiden Trigeminus-Neuromeren hinüberzuschieben. Die Anlage des primären Trochlearis drängt sich immer mehr seitwärts an das Ectoderm und lässt einen größeren mit Mesenchym gefüllten Zwischenraum zwischen sich und den Neuromeren des Hinterhirns frei.

Bei einem Embryo von 8 mm Länge, XXXVI 301, ist nun schon ein beträchlicher Unterschied gegeben. Zunächst sind die beiden Trigeminus-Neuromere fast gleich groß und kräftig geworden, ragen auch beide fast gleich weit seitlich vor. Die Anlage des G. Gasseri hat sich weiter nach rückwärts geschoben und greift schon auf das 2. Trigeminus-Neuromer hinüber. Der primäre Trochlearis

existirt nur noch in Bruchstücken, davon liegt rechts ein vorderes Stück auf der Höhe des 2. Trochlearis-Neuromer als ein Ganglienleistenklümpchen, wie wir sie auch bei *Torpedo* kennen gelernt haben, steht aber doch noch durch ein schmales Verbindungsstück mit dem G. Gasseri in Zusammenhang; links findet sich ein Ganglienleistenklümpchen neben dem 1. Trochlearis-Neuromer fast auf dem Dache des Isthmus; der Strang vom G. Gasseri geht aber nur noch bis auf die Höhe des Vorderrandes des 1. Trigeminus-Neuromers, wo kein separirtes Klümpchen mehr gefunden wird. Die beiden Trochlearis-Neuromere sind auch kräftiger und länger geworden, ihre Lagerung hat sich durch die Hirnbeuge noch nicht wesentlich gegen einander verschoben.

Bei einem Embryo von 9 mm Länge, XXXVI 309, haben die vier Neuromere an Volum beträchtlich zugenommen; das G. Gasseri ist zu seinem größeren Theil an das 2. Trigeminus-Neuromer gerückt, nur ein schmaler, sich zuspitzender Theil ist am 1. Trigeminus-Neuromer haften geblieben. Von dem primären Trochlearis ist wenig mehr zu sehen, nur ein kleines Zellklümpchen liegt rechts dem Ectoderm auf der Höhe des 1. Trigeminus-Neuromer an; ob von den übrigen Theilen desselben jede Spur vergangen, lässt sich schwer beurtheilen, einzelne Zellen könnten sich dem Mesenchym beigemischt haben, ohne als solche direct erkennbar zu werden.

Embryo XXXVI 314 von 10 mm Länge zeigt nun schon einen interessanten Fortschritt in der Gestaltung und Gliederung der Neuromere: dieselben haben sich weiter verlängert, weichen aber zugleich zur Bildung des vierten Ventrikels nicht unbeträchtlich auseinander. Mit der Verlängerung der einzelnen Neuromere geht Hand in Hand die stärkere Vorwölbung nach außen, aber auch eine größere Concavität nach innen, in das Lumen des Ventrikels hinein; diejenigen Theile aber, wo die Neuromere an einander stoßen, treten in der bereits pag. 154 u. 159 beschriebenen Form als Pfeiler in den Innenraum des sich bildenden Ventrikels vor, während sie außen eine mehr oder weniger tief eindringende Furche zeigen, die aber niemals, wie bei *Torpedo*, zur Bildung einer wirklichen, die Wandung der Medullarwülste durchbrechenden Spalte gelangt; man sieht nur, dass die Zellen des einen Neuromers sich von denen des andern scharf absetzen, ohne von dem Einen ins Andre überzugreifen. Die einzige Neuromer-Grenze, die nicht solche Pfeiler erkennen lässt, ist die zwischen den beiden Trochlearis-Neuromeren, da in ihrem Bereiche die Hirnbeuge einsetzt und das Trochlearis-

Neuromer 1 gegen das Trochlearis-Neuromer 2 so beugt, dass das 2. allmählich fast im rechten Winkel auf das 1. gerichtet wird. Natürlich drückt sich dabei die untere Seitenwand und die Unterwand zusammen; welche Veränderungen das für die definitive Constitution der beiden ursprünglich gewiss gleichartigen Neuromere hat, dürfte interessant sein, festzustellen; hier aber muss ich mich darauf beschränken, noch mal darauf hinzuweisen, dass durch diese große Beugung die an einander stoßenden Partien der beiden Neuromere nicht zur Pfeilerbildung gelangen, wie die Trigeminus-Neuromere und andre, sondern so gut wie völlig zu einer Masse verschmelzen.

Bei diesem Embryo hat das G. Gasseri bereits den Anfang zur Wurzelbildung nach der Mitte des Trigeminus-Neuromers 2 gemacht, während ein Faserzusammenhang mit dem Trigeminus-Neuromer 1 noch nicht hergestellt ist, vielmehr nur eine Anlagerung der nach vorn ausgezogenen oberen Partie des G. Gasseri stattfindet. Vom primären Trochlearis findet sich links noch ein Zellklümpchen, dem Ectoderm nahe auf der Höhe des 1. Trigeminus-Neuromers, und ein darauf hin gerichteter, mit dem G. Gasseri noch zusammenhängender Zellstrang. Ähnliche Reste finden sich auch rechts.

Der Embryo XXXVI 320 von 12 mm Länge zeigt mit Bezug auf die Neuromere nur eine geringfügige Steigerung der bisher beschriebenen Differenzirung, dagegen lässt das G. Gasseri erkennen, dass nun auch Wurzelfasern durch den schmalen Fortsatz in das 1. Trigeminus-Neuromer eindringen, freilich in sehr viel geringerer Masse als in das 2., das durch einen beträchtlichen plasmatischen Faser-Conus mit dem G. Gasseri zusammenhängt. Leider kann ich die weitere Gestaltung des G. Gasseri bei diesem Embryo nicht beschreiben, da ein ganzer Objectträger mit etwa 30 Schnitten verloren gegangen ist. Ich kann aber von einem andern 12 mm langen Embryo, XXXVI 333, berichten, dass nach der ganzen Länge des G. Gasseri, von der ausgezogenen Spitze an, eine Anzahl von plasmatischen Ausläufern sowohl in das 1. wie in das 2. Trigeminus-Neuromer eindringen, somit beide von Anfang mit diesem Ganglion Beziehungen eingehen.

Bei diesem Embryo tritt nun der Anfang der specifischen O. minor-Anlage auf als seitlicher Auswuchs der vorderen oberen Hälfte des G. Gasseri. Sie ist also nicht zu verwechseln mit dem bereits völlig zu Grunde gegangenen primären Trochlearis, den unmittelbaren Resten der vorderen Trigeminus-Platte. Der Auswuchs des O. minor richtet sich zu-

nächst gegen das benachbarte Ectoderm, als sollte ein Seitenorgan-Nerv daraus hervorgehen.

Vor dem G. Gasseri liegt diejenige Partie der Mandibularhöhle, aus welcher der Obliquus superior seinen Anfang nimmt, vor welcher seinerseits wiederum die Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, der Vorderwand der Mandibularhöhle dicht angelagert gefunden wird. Diesen Theil der Mandibularhöhle umfasst die O. minor-Anlage und drängt sich zwischen ihr und dem Ectoderm hindurch nach vorn.

Bei einem Embryo von 13 mm, XXXVI 326, accentuirt sich nun die künftige Gestalt des 4. Ventrikels, der Rautengrube, immer mehr: die beiden Trigeminus-Neuromere und auch die Facialis-Acusticus-Neuromere beginnen ihre längeren hinteren Schenkel zu bilden, während das 2. Trochlearis-Neuromer sich anschickt, den kürzeren vorderen Schenkel herzustellen: das 1. Trochlearis-Neuromer aber schlägt eine sehr verschiedene Entwicklungsrichtung ein, indem es den Isthmus und den Aquäductus herstellt und das Material für die Gesammtmasse des Kleinhirns liefert.

Das G. Gasseri ist nun schon so fest mit dem 2. Trigeminus-Neuromer verbunden, dass man es als immer und ausschließlich demselben zugehörig ansehen würde, hätte man nicht die früheren Entwicklungsstadien vor Augen. Denn auch die vorderen Wurzelbündel rücken mehr und mehr von der ursprünglichen Stelle ihrer Anlage am 1. Trigeminus-Neuromer an die Grenze beider Trigeminus-Neuromere zurück. Die Anlage des O. minor-Systems beginnt sich nun auszugestalten, ihre Weiterentwicklung aber knüpft an die Darstellungen an, die ich bei Beschreibung der Sagittalschnitte gemacht habe und desshalb hier nicht zu wiederholen brauche. Hier möge nur hervorgehoben werden, dass der Stamm des O. minor nach wie vor um den oberen vorderen Theil der Mandibularhöhle herumgeht, dem Ectoderm sowie dem O. major parallel läuft und jenes System maschenartiger Fortsätze und Verzweigungen liefert, welches auch topographisch die Stelle des aufgelösten primären Trochlearis einnimmt, denn es liegt ebenso in der Nähe des Ectoderms, umgeben von Mesenchym-Elementen, wie in den jüngeren Stadien der primäre Trochlearis, nur beginnt es etwas ventraler und rückt erst nachträglich, mit der beginnenden Netz- und Zweigbildung, dorsaler. Wären die Reste des primären Trochlearis, resp. der Trigeminusplatte, nicht bereits

aufgelöst, so würden die Zweige und Maschen des O. minor mit denselben nothwendig in Beziehung treten müssen und wir hätten eine ähnliche Configuration vor uns wie bei *Torpedo*, wo die Theile des primären Trochlearis länger dauern und bestimmte, ganglienartige Gestalt annehmen, die sich an der Bildung der Structuren und Fasern betheiligen, welche der definitiven Trochlearis-Bildung vorangehen.

Bei etwas größer gewordenen Embryonen, z. B. bei XXXVI 353 von 16 mm Länge, kann man sich auf Horizontalschnitten besonders gut überzeugen, dass die Anlage des O. minor-Systems von vornherein auch die Anlage des Obliquus superior einbegreift, denn Zweige desselben umfassen den oberen vorderen Sack der Mandibularhöhle (XXXVI 355 III 9—13).

Eine andre Quelle nervöser Elemente für die Nachbarschaft des Obliquus superior ist aber der ursprüngliche Auswuchs des G. mesocephalicum an das benachbarte Ectoderm. So lange dieser Auswuchs mit dem Ectoderm und dem Ganglion selbst fest verbunden bleibt, ist die Anlage des Obliquus noch nicht so weit nach vorwärts resp. nach oben gewachsen, um in directen Contact mit diesen Elementen zu gerathen. Wenn aber die Ablösung dieses Stranges sowohl vom Ectoderm, wie auch vom G. mesocephalicum eintritt, d. h. in wenig älteren Stadien, so bilden sich auch hier aus diesem Strange Placoden und legen sich sowohl dem Muskelbauch des Obliquus, als auch den Fasersträngen des O. minor-Systems an. Wie weit sie sich mit ihnen, wenn auch nur vorübergehend verbinden, lasse ich dahin gestellt, so interessant es auch sein würde, darüber bestimmte Daten zu gewinnen.

Hervorheben aber möchte ich, dass unter den Placoden, welche in dieser Gegend später gefunden werden, sich auch solche Producte finden, die allem Anscheine nach selbständig vom Ectoderm, vor der Anlagerung des G. mesocephalicum, gebildet werden. Sie sind meist kleiner, als die Placoden, welche direct dem G. mesocephalicum resp. seinem Strange entstammen. Da aber diese Placodenbildung engeren Zusammenhang mit dem G. mesocephalicum und dem ihm zugehörigen Oculomotorius hat, so beschränke ich mich hier darauf, sie nur zu erwähnen. Dr. Gast, welcher die Ausarbeitung einer ausführlichen Monographie der Oculomotorius-Bildung übernommen hat, wird eingehender von ihnen handeln.

Bei einem Embryo von 17 mm Länge, XXXVI 361, sind die vorderen Wurzeln des G. Gasseri völlig in das 2. Trigeminus-Neu-

romer hineingerückt; der vordere Theil des G. Gasseri, dem diese Wurzeln zugehören, behält noch in seiner oberen Hälfte auch in der äußeren Gestalt eine gewisse Selbständigkeit, verschmilzt auf halber Höhe aber ganz mit dem hinteren Theile des Ganglions, von wo an dieses als ein einziges erscheint, dessen vorausgesetzte ursprüngliche Polymerie wohl nur noch durch die späteren Faserbahnen festgestellt werden kann, zu denen auch die des O. minor gehört. Letzterer findet sich als langer theils fasriger, theils cellulärer Strang dicht über der Kuppe des Obliquus, wo er sich in zwei Äste spaltet und außerdem einige kleinere Zweige und Maschen abgibt.

Ein zweiter Embryo von 17 mm, XXXVI 369, lässt die Beziehungen des Obliquus und des O. minor sehr viel charakteristischer hervortreten. Der Stamm des O. minor ist kräftig, theilt sich aber früh in mehrere Äste; davon läuft der obere auf 371 III 5—7 bis über die Stelle hinaus, wo der O. major durch die Schnitte getroffen wird, gibt dabei aber kleine Zweige zur Maschenbildung ab. Der folgende Ast läuft auf 9—15 dem vorigen fast parallel und auch wieder bis zum Schnittpunkt des O. major; auch er betheiligt sich an der Maschenbildung. Der nächste Ast liegt auf 372 I 3—7, zeigt sich als der stärkste und gibt auch inwendig einen starken Ast zur Maschenbildung ab, dabei aber zugleich die obere Seite des Obliquus superior umfassend, der sich bereits so weit nach vorn hin geschoben hat. Aus diesen drei Ästen und ihren Zweigen setzt sich das Maschenwerk zusammen, welches sich hier in der Sattelhöhle vorfindet. Schon jetzt macht sich an diesem Maschenwerk die Tendenz geltend, dorsale Zweige auszusenden in Gestalt einzelner vordringender Zellen, deren Plasma sich auszieht, und deren Kerne sich entsprechend verlängern. Auch die Placoden des G. mesocephalicum mischen sich diesen Bildungen bei, die bei dem vorliegenden Embryo noch verwickelter werden durch einen noch bestehenden cellulär-faserartigen Strang des G. mesocephalicum an das Ectoderm in der Nähe des vorderen Laufes des O. minor, einen Strang, der fast schon vom N. oculomotorius abgeht, auf der andern Seite aber fehlt und durch eine große Placode ersetzt wird, die dem Ectoderm dicht anliegt und den Versuch macht, einen Faserstrang, nach Art der Seitennerven, in das Ectoderm zu treiben. Diese Vermischung der verschiedenen Abkömmlinge der Ganglienleiste aus ihren verschiedenen Regionen ist von nicht unwesentlicher Bedeutung für die weiteren phylogenetischen Ermittelungen.

Embryo XXXVI 392 von 20 mm Länge bringt nun neue Ele-

mente in das Spiel. Zunächst möchte ich auf eine Anomalie verweisen, welche den Oculomotorius mit dem Maschen- und Faserwerk des O. minor und dadurch eventuell auch mit dem Trochlearis in Zusammenhang bringt. Es findet sich nämlich auf 395 III 13 dem rechten Oculomotorius-Strange auf halbem Wege bis zum G. mesocephalicum eine äußere Ganglionmasse angelagert, welche aller Wahrscheinlichkeit nach von einer der Ectoderm-Placoden herstammt, die entweder ganz vom G. mesocephalicum oder von Ganglienleistenzellen abstammen, die noch vor ihm von Anfang an dem Ectoderm angelagert waren. (Dies ist um so wahrscheinlicher, als an einem andern Embryo, XXXVI 405 II 10—14, ein ähnlicher Klumpen in ähnlichen Beziehungen zum O. minor steht, aber noch nicht bis zum Strange des Oculomotorius vorgedrungen ist, sondern halbwegs zwischen ihm und dem Ectoderm lagert.) Diese Zellmasse bildet nämlich Fasern nicht bloß für den Strang des Oculomotorius, sondern auch in lateral-frontaler Richtung bis in die Nähe der Ausläufer des O. minor-Maschenwerkes. Es wäre also nicht unmöglich, dass auf diesem Wege, bei fortschreitender Entwicklung eine Faserbrücke vom O. minor an den Stamm des Oculomotorius hergestellt würde.

An den Ästen, Zweigen und dem Maschenwerk des O. minor hat sich nichts Wesentliches verändert, nur ist die ganze Gruppe zusammen mit dem Obliquus weiter vorgerückt, wie es bei Sagittalschnitten beschrieben ward. Eigentliche aufsteigende Zweige, zur Aufnahme der absteigenden des Trochlearis sind anscheinend noch nicht gebildet; der Trochlearis selber ist eben erst im Entstehen begriffen: auf 393 II 1—3 sieht man ganz dünne, vereinzelte gelbe Nervenfasern aus dem Dach des Isthmus hervortreten, auf welchem in dünnster Schicht das eben zu Stande gekommene Chiasma zu sehen ist. Die Nervenfasern sind noch so kurz, dass man sie nur über dem Dache des Isthmus selber sieht, hinabsteigende Stücke sind nicht zu erkennen, was freilich auch bis zu gewissem Grade der Schnittrichtung zugeschrieben werden darf, da die Horizontalschnitte in diesem Stadium die auswachsenden Trochlearis-Fasern fast quer treffen, sie also schwer unterscheidbar machen würden.

Ich wende mich nun zu schräg geschnittenen Embryonen; denn diese Schnittrichtung erlaubt, den proximalen Theil des Trochlearis möglichst im Zusammenhange, die Beziehungen des O. minor aber

und des Obliquus, welche beide durch diese Schnitte quer getroffen werden, zu den aufsteigenden Ästen des O. minor resp. zu den distalen Zweigen des Trochlearis mit größerer Sicherheit festzustellen.

Embryo XXXVI 648 von 22 mm Länge, schräg geschnitten, zeigt ein eben erst zu Stande gekommenes Chiasma, auf 651 I 4 und 5, von dem auf 651 I 8 und 9 rechts, 10 und 11 links ganz feine kernlose Fasern austreten, aber offenbar noch nicht eine Länge erreicht haben, welche auch nur die Dicke der Medullarwand überträfe. Diese Trochlearisfasern kommen also nicht in Betracht bei der Schilderung der Verhältnisse des O. minor und des Obliquus, zu denen ich nun übergehe.

Auf der rechten Seite trifft man den O. minor auf 652 V 12, wie er eben als kräftiger Strang das G. Gasseri verlässt und auf 33 Schnitten von 7,5 μ bis zu III 3 keinen Zweig absendet; dann erst tritt der erste dorsal abgehende Zweig auf, der aber nur bis auf die Höhe des O. major, etwas nach vorn gerichtet verläuft und nun nicht weiter verfolgt werden kann. Nach weiteren 12—14 Schnitten beginnt dann das eigentliche Maschenwerk, von welchem gelegentlich kurze Ausläufer dorsalwärts gerichtet erscheinen, ohne doch als eigentlich aufsteigende Zweige gelten zu können. Nur an ein Paar Stellen gelangen einige Anfänge von Kettenfasern zur Erscheinung, von denen eine einzige auf 651 IV 2 ff. bereits bis zur unteren Grenze des Medullarrohres in die Höhe gewachsen, also fähig ist, etwaige absteigende Trochlearis-Zweige aufzunehmen. An den Obliquus geht nur ein absteigender Zweig, der aus mehreren Zellen und Kernen besteht.

Auf der linken Seite geht ein erster, sich spaltender Zweig 652 IV 2 vom O. minor-Stamm ab, ein zweiter auf II 2—4, beide aber überschreiten nicht weit die Höhe des O. major; einen bereits bis zur unteren Grenze des Medullarrohres vorgedrungenen Zweig habe ich links nicht gefunden.

Der Obliquus superior zeigt auf beiden Seiten noch den Zusammenhang mit der Mandibularhöhle in Gestalt eines röhrenförmigen Stranges, dessen Lumen noch erhalten ist.

Embryo XXXVI 272 von 23 mm Länge, schräg geschnitten, zeigt uns den O. minor in folgender Verfassung. Sein Hauptstrang und das Maschenwerk sind quer durchschnitten, dagegen sind die aufsteigenden dorsalen Zweige fast parallel der Schnittrichtung ge-

lagert, und so könnte man auf dickeren Schnitten vielleicht die ganze Masse derselben auf einmal übersehen. Bei dünneren 7,5 μ messenden Schnitten dagegen weicht ein solcher dorsaler Strang durch seine wellenförmigen Biegungen und durch sein ungleiches Verhalten in den einzelnen Abschnitten um so mehr aus, als auch seine oberen und unteren Theile nicht in ein und derselben Ebene liegen.

Am Chiasma bemerkt man keine Kerne; kaum aber hat der Trochlearis dasselbe verlassen, als ihm schon ein Strang des O. minor begegnet und ihn aufnimmt, so dass kein Abschnitt des Trochlearis isolirt und kernlos angetroffen wird. Ich beschreibe zuerst die linke Seite, welche 274 IV 2 die oberste Partie der nun schon verbundenen Trochlearis und O. minor-Zweige zeigt, wie sie beide zusammen im Mesenchym auf der Seite des Medullarrohres sich finden. Sieht man auf denselben Schnitten die Gegend oberhalb des quer durchschnittenen Bulbus oculi an, so trifft man auf den quer durchschnittenen O. major-Strang, den beginnenden Sinnesorganen dicht angelagert, und zwar gelegentlich in zwei fast gleich große Stränge getheilt, die sich aber nach einigen Schnitten wieder vereinigen. Daneben, etwas darunter und nach innen trifft man auf das Maschenwerk des O. minor, welches in unregelmäßiger Weise sich präsentirt, je nachdem man eine Masche quer oder der Länge nach trifft. Schon auf Schnitt 274 IV 7 geht aus diesem Maschenwerk ein aufsteigender Zweig in die Höhe, während auf demselben Schnitt der Trochlearis noch dicht am Chiasma, d. h. nur 5 Schnitte davon entfernt sich vorfindet. Neben der Masche, aus welcher dieser Zweig aufsteigt, sieht man eine Anzahl quer durchschnittener, also längs, d. h. dem O. major parallel gehender kleinerer und größerer Zweige des O. minor laufen; vom Obliquus ist aber der vordere Theil, welcher sich später dem Präorbitalfortsatz inserirt, noch nicht auf der Schnittfläche erschienen. Der aufsteigende mehr faserige und vielkernige Zweig geht nun 6 oder 7 Schnitte weit bis auf die halbe Höhe der Entfernung zwischen Auge und Trochlearis-Chiasma, verzweigt sich aber dabei, so dass eine einzelne einkernige Kettenfaser separirt von dem mehrkernigen Zweige liegt und vielleicht sich im Mesenchym verliert, ohne den Trochlearis zu erreichen; auch das stärkere Stück des Zweiges lässt sich nicht bis an den Stamm des Trochlearis verfolgen: ob also dieser aufsteigende Zweig jetzt schon, oder ob er überhaupt absteigende Fasern des Trochlearis aufnimmt, bleibt zweifelhaft.

Erst weitere 16 Schnitte hinter der ersten aufsteigenden Faser geht eine zweite dorsalwärts und wird auf 472 V 12 in Verbindung mit dem wirklichen Trochlearisstrange gefunden, d. h. beide bilden einen gemeinsamen Strang. Dieser Strang mündet auf 472 V 10 in den Hauptstrang des O. minor, welcher quer durchschnitten dem nun bereits aufgetretenen Bauch des gleichfalls quer durchschnittenen Obliquus dorsal dicht anliegt. Auf dem folgenden Schnitt geht von dieser Einmündung — oder wie man richtiger sagt, von diesem Abgang — gleichzeitig ein Maschenzweig rund um den Innenrand des Obliquus herum, erweist also die Zusammengehörigkeit des O. minor resp. seines Maschenwerkes mit dem Obliquus, wie wir es schon auf den sagittalen und horizontalen Schnitten constatirt haben, und zwar zu einer Zeit, da noch gar kein Chiasma, also auch kein Trochlearis vorhanden war. Ob der erste aufsteigende Zweig irgendwo in den zweiten einläuft, konnte ich nicht feststellen. Schon wenige — 4 — Schnitte später trifft man auf einen dritten aufsteigenden Zweig, der diesmal aber jedenfalls mit dem proximalen Theil des Trochlearis-Stranges zusammentritt und einen distalen Zweig desselben vorstellt. Auch er mündet in den Längsstamm des O. minor, zeigt aber gleichzeitig, wie der zweite, einen um den Bauch des Obliquus herumgreifenden Fortsatz, auf 274 I 4. Schon zwei Schnitte weiter tritt ein 4. aufsteigender Zweig in die Erscheinung, wiederum in inniger Anlagerung an den Obliquus beginnend. Man kann ihn durch 14 Schnitte in aufsteigender Richtung verfolgen, aber nicht constatiren, ob er dem proximalen Trochlearisstrang sich einfügt oder als errauter Zweig im Mesenchym verläuft. Weit hinter diesen vom Stamme des O. minor aufsteigenden Zweigen trifft man noch auf 274 II 3 auf einen vom O. minor-Stamme absteigenden Zweig, der direct an den Anfang des Obliquus gerichtet ist und am sichersten beweist, dass dem Obliquus aus dem O. minor von Anfang an und ohne Vermittelung von Zweigen des Trochlearis Kettenfaser-Elemente zugeführt werden; ähnliche absteigende O. minor-Zweige finden sich auch noch weiter caudalwärts — also dem G. Gasseri genähert — auf 274 III, wo sie dann freilich nicht mehr direct dem Obliquus, sondern dem Verbindungsstrange vom Obliquus zur Mandibularhöhle zustreben, ohne aber den Charakter motorischer Nerven zu haben oder zu erwerben.

Auch auf der rechten Seite finden wir ähnliche Verhältnisse, d. h. sowohl Zweige, die in das Mesenchym aufsteigen, deren Zusammenhang mit dem proximalen Trochlearis aber nicht nachge-

wiesen werden kann, und wirkliche distale Zweige des Trochlearis, welche sowohl an den Stamm des O. minor, wie auch durch Maschenbildung an den Bauch des Obliquus gehen. Von letzteren aber finde ich nur zwei, nicht drei wie auf der andern Seite.

Es folgt ein Embryo von 25 mm Länge, XXXVI 598. Bei demselben sind aufsteigende Zweige bis zum Chiasma vorgedrungen, so dass kein Stück des Trochlearis mehr ohne begleitenden Kern angetroffen wird. Auf dem absteigenden Laufe des Trochlearis der rechten Seite trifft man mehrfache Abzweigungen kernhaltiger Fasern, von denen eine vorderste im Wesentlichen einreihige Faser bis an den O. minor zurückverfolgt werden kann, — nur hier und da liegen derselben weitere Kerne an und deuten auf weitere Faserbildung. Diese Faser steigt vor der Spitze des Obliquus auf, dessen Querschnitt wenige Schnitte caudalwärts zuerst auftritt. Es folgen nun weitere aufsteigende Zweige von größerer Stärke; nur in der Nähe des O. minor-Stranges kann man constatiren, dass sie aus dem Maschenwerk abgehen und durch solche Maschenfasern sowohl mit dem O. minor als auch mit dem Obliquus direct verbunden sind.

Embryo XXXVI 278, von 26 mm Länge, ist in so glücklicher Schnittebene getroffen worden, dass die Trochlearisstränge beider Seiten in beträchtlicher Länge übersehbar sind. Beide Stränge bestehen aus Faserbündeln mit zahlreichen Kernen, so dass man nicht mehr unterscheiden kann, was absteigende, also motorische Trochlearis-Fasern, was aufsteigende, also ihrem Ursprunge nach, O. minor-Fasern seien. Bemerkenswerth aber ist, dass von dem proximalen Strange sich einzelne einreihige Kettenfasern ablösen und isolirt im Mesenchym zu verfolgen sind, — so auf 281 IV 11 und 281 IV 9 — die eine von außen sich dem Trochlearisstrange einfügend, die andre von innen. Ob freilich diese Fasern ausschließlich aus Elementen des O. minor bestehen, oder ob in ihnen auch feine absteigende Fasern des Trochlearis enthalten sind, lässt sich nicht entscheiden: der Eindruck ist für die erstere Alternative. Der Trochlearis-Strang steigt in vielfachen Biegungen abwärts bis etwa zur unteren Grenze des Medullarrohres, wo eine Spaltung stattfindet. Der Hauptstrang geht weiter zum O. minor und tritt mit breiter Ansatzfläche an seine obere Contur.

Während es nun kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass diese Ansatzplatten in directer Faserbeziehung zu dem Stamme des O. minor stehen, so weit bei den Embryonen dieser Entwicklungs-

stufe schon von Fasern gesprochen werden kann, bleibt es doch nicht minder wahr, dass es auch eine hinlängliche Anzahl von Fasern der aufsteigenden Zweige gibt, die ohne direct mit dem Stamme des O. minor zu anastomosiren, vielmehr dicht vor dem Zusammenhang mit diesem Stamme sich abzweigen und mit jenem Theil des Maschenwerks direct zusammenhängen, das um den inneren Contur des Obliquus-Bauches sich gebildet hat — ja, wir werden bei der weiteren Entwicklung sehen, dass es diese Verbindungen sind, welche hauptsächlich als distale Zweige des Trochlearis erhalten bleiben, und dass ihre ursprünglichen Zusammenhänge mit dem Maschenwerk des O. minor sich lösen, und ein selbständiger Faserverlauf sowohl des Trochlearis als des O. minor eintritt. Wir werden in den der allgemeinen Erörterung dieser Verhältnisse gewidmeten Capiteln später sehen, welche Consequenzen morphologisch-phylogenetischer Natur diesen Verhältnissen zukommen, und welche Bedeutung sie auch für anatomisch-histogenetische Fragen der Nerven-Entstehung gewinnen: es wird desshalb keine verlorene Mühe sein, in der Schilderung der thatsächlichen Befunde so ausführlich zu sein, als es die vorliegenden Präparate erlauben, und auch nachdrücklich darauf hinzuweisen, wo diese Präparate zwar alte Fragen in neues Licht rücken, aber doch ungenügend sind, eine definitive Antwort zu liefern.

Es ist zunächst wichtig, zu betonen, dass die Theile des Maschenwerkes, welche ursprünglich sowohl Beziehungen zum O. minor-Stamm, wie auch zum Obliquus haben, eine beträchtliche Zunahme von Zellen aufweisen; andrerseits gibt es auch Fälle, in denen der Theil des Maschenwerkes, welcher um den inneren Rand des Obliquus-Bauches herumgreift, weiter hinauf an den distalen Lauf des Trochlearis reicht und dort erst mit dem andern Aste, der an den O. minor-Strang geht, zusammentrifft. Dann wiederum gibt es Brücken, welche dicht über dem Obliquus von dem Stamme des O. minor, der dicht über dem Obliquus dahinzieht, oft sogar fast in den oberen Rand desselben eingelagert, zu dem directen Trochleariszweig hinüberziehen, gerade an der Stelle, wo er sich dem Obliquus einfügt. Es herrschen die verschiedenartigsten Beziehungen zwischen diesen Elementen — nur eine habe ich nur einoder zweimal zu constatiren vermocht, wo gar keine Elemente des O. minor sich betheiligten, und nackte, kernlose Fasern des absteigenden Trochlearis direct an den Obliquus gingen. In der überwältigenden Majorität der Fälle sind es Zellen und Kerne des ursprüng-

lichen Maschenwerkes des O. minor, welche die Bahn für die absteigenden Trochlearisfasern hergeben, um zum Obliquus zu gelangen. Neben diesen aufsteigenden Zweigen sendet der O. minor noch kleinere Zweige um den O. major herum, die offenbar als sensible Fasern das Ectoderm zu versorgen bestimmt sind; ähnliche Zweige finden sich auch zur Versorgung des unterhalb des O. major liegenden Ectoderms.

In noch höherem Grade gelten die eben gemachten Bemerkungen von dem gleichfalls 26 mm Länge zeigenden Embryo XXXVI 256, der dadurch besonders bemerkenswerth ist, dass eine größere Anzahl isolirter aufsteigender Kettenfasern den Hauptstrang des Trochlearis begleiten und an den verschiedensten Stellen in ihn einlaufen.

Ein Embryo von 27 mm, XXXVI 285, zeigt nun auf der linken Seite den ersten Fall, wo ein Zweig des Trochlearis von der sich verdichtenden Orbitalwandung an bis an den Obliquus verfolgt werden kann, ohne irgendwelchen Faser- oder Zellenzusammenhang mit dem O. minor auf dieser Strecke mehr aufzuweisen; er geht vielmehr ganz isolirt in den Muskelbauch von der inneren Seite hinein, während auf der oberen Seite des Obliquus der Strang des O. minor entlang läuft. Wo aber dieser Zweig in der Nähe der Orbitalwandung den Trochlearis-Hauptstrang verlässt, geht letzterer als starker Strang auf den Obliquus zu, verbreitert sich, je näher er demselben tritt, und setzt sich mit breiter Basis dem Obliquus von oben und von innen an, dicht neben dem längs verlaufenden O. minor-Strange. Es lässt sich nicht bestimmt sagen, ob zwischen beiden noch Faser- oder Zellbrücken existiren, oder ob der Trochlearisstrang dem O. minor-Strang nur noch auf einer kurzen Strecke anliegt. Dies findet man auf 289 I 5—9. Auf der folgenden Reihe, also 289 II 2 ff., aber findet man einen ganz klaren aufsteigenden Zweig vom O. minor, der keinen Zusammenhang mit dem Obliquus gewinnt, aber gleichfalls an die Orbitalwandung zieht, auf dem Wege dahin aber noch einen Zweig mit etwas verbreiterter Platte abgibt, II 3—7, von der kleinere Zweige an das Ectoderm gelangen. Dieser Zweig tritt auf 289 III und IV durch die Orbitalwandung hindurch, dabei einige Zellbrücken zu dem gleichfalls durchtretenden Hauptstrange des Trochlearis abgebend, und läuft in diesen Hauptstrang IV 3 ein, während letzterer eben jenen vorher schon beschriebenen starken Strang mit breiter Ansatzfläche am Obliquus bildet. Man könnte glauben, es seien sen-

sible wie motorische Zweige in diesem Entwicklungsstadium im Trochlearis vorhanden.

Verfolgen wir nun die Verhältnisse des proximalen Trochlearis zwischen Orbitalwand und Chiasma. Der Austritt aus dem Chiasma erfolgt auf 290 I 3 und 4. Da der Strang schon recht beträchtlich ist, so gibt es natürlich keinen Abschnitt mehr ohne Kerne. Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass 10 Schnitte von 7,5 μ hinter dem eigentlichen Austritt des Trochlearis sich noch ein isolirter Strang mit Kernen besetzt findet, der sich völlig getrennt von dem Hauptstrange bis an das Medullarrohr verfolgen lässt; bis herab zur ventralen Höhe der Grenze des Medullarrohres verläuft er in mehrfachen Biegungen zwischen dem Ectoderm und dem Hauptstrange, von da an lässt er sich nicht mit Sicherheit weiter distalwärts nachweisen. Es ist nun leider nicht möglich zu entscheiden, ob dieser Strang eine absteigende Trochlearisfaser enthält oder ausschließlich aus aufsteigenden Elementen des O. minor besteht; indessen spricht sein 10 Schnitte hinter dem eigentlichen Chiasma gelegener Anschluss an das Medullarrohr nicht durchaus zu Gunsten der ersteren Alternative. Wie weit der Strang auf seinem distalen Gebiet isolirt bleibt, ist nicht festzustellen, so lässt sich auch nicht entscheiden, ob er sich direct vom O. minor oder schon vom Trochlearisstrang abzweigt, an seinem unteren Abschnitt spaltet er sich sogar in zwei Zweige, deren weiteres Schicksal aber nicht klar wird, da das Verfolgen solcher noch plasmatischer Zellelemente, ihrer vielfachen Windungen halber, oft unmöglich ist. Sicher ist, dass auf Schnitt 290 I 1 und 2, wo der kräftige Hauptstrang des Trochlearis schon bis zur Höhe der Grundplatte des Medullarrohres hinabgestiegen ist, dieser isolirte Strang noch außen von ihm verläuft, dann aber freilich nur noch einen weiteren Schnitt 289 IV 10 als Kettenfaser unterschieden werden kann, die sich sehr dem Hauptstrange nähert.

Auf der rechten Seite findet sich gleichfalls caudalwärts vom proximalen Hauptstrange des Trochlearis ein Nebenstrang, der aber nicht isolirt in das Medullarrohr, sondern in den oberen Theil des Trochlearis selber einläuft. Dieser Strang findet sich auf 290 II 4 und zeigt sich daselbst sogar in höchst charakteristischer Weise als ein kleines Netz- oder Maschenwerk, was um so mehr darauf schließen lässt, dass er ohne Betheiligung wirklicher absteigender Trochlearis-Elemente nur aus zelligen Elementen des O. minor hervorgegangen ist, die ihre plasmatischen Ausläufer nach Art der

Kettenfasern netzförmig gestalten. Dieses Netz ist aber dadurch noch interessant, als es durch das Auseinanderweichen seiner Componenten zur Maschenbildung anzeigt, wie die dickeren Stränge doch eben nur aus zusammengelegten einreihigen Kettenfasern bestehen, welche sich auch wieder von einander trennen können, wobei freilich auch noch andre Verbindungen durch plasmatische Ausläufer der die Kettenfasern bildende Zellen gebildet werden können. Aus dem Netz laufen zwei Kettenfasern getrennt an den oberen Theil des Hauptstranges des Trochlearis und fügen sich ihm ein, statt wie auf der linken Seite isolirt in das Medullarrohr zu münden. Es ist nun aber sehr interessant, auch hier bei einem *Scyllium*-Embryo constatiren zu können, dass von diesem oberen Hauptstrange sich eine Kettenfaser loslöst und dorsal über das Dach des Isthmus hinüberzieht, 290 I 7—10; sie zeigt drei Kerne mit zwischen ihnen fein ausgezogenem Plasma, das von einer kleinen Platte ausgeht, die mit dem Hauptstrange verbunden ist. Die letzte Zelle verläuft mit ihrem plasmatischen Ausläufer blind im Mesenchym zwischen dem Isthmus-Dach und dem darüber liegenden Ectoderm. Von einer Betheiligung absteigender Trochlearis-Fasern kann bei dieser Kettenfaser keine Rede sein, dagegen ist es nicht unmöglich, dass sie eine Fortsetzung einer der aus dem eben beschriebenen Netz hervorgehenden Kettenfasern sei.

Der Hauptstrang theilt sich frühzeitig auf 290 I 6 in einen stärkeren und einen schwächeren Ast, die beide getrennt, aber nicht weit von einander abwärts ziehen. Nach 16 Schnitten findet sich ein verbindender Zweig zwischen ihnen, sie bleiben aber getrennt, und nach acht weiteren Schnitten tritt der stärkere Ast durch die Orbitalwand und geht nach weiteren sechs Schnitten mit breiter Ansatzfläche dicht neben dem quer durchschnittenen O. minor-Strange an den oberen Rand des Obliquus; wenige Schnitte später kommt auch der schwächere Ast durch die Orbitalwand und vereinigt sich mit der Platte des stärkeren, so dass sie Beide dem Obliquus sich einfügen. Ein separater Zweig vom O. minor, der ohne Verbindung mit dem Obliquus aufstiege, ist auf der rechten Seite nicht zu constatiren.

XXXVI 245 ist ein Embryo von 29 mm Länge, welcher nun schon bemerkenswerthe Fortschritte, aber auch noch Reste ursprünglicherer Verhältnisse aufweist.

Das Chiasma findet sich auf 249 I 5 und 6, wenige Schnitte später tritt der Trochlearis als beträchtlicher, stark kernhaltiger Strang beiderseits aus. Ich schildere zunächst den Verlauf des linken Stranges. Auch hier trifft man auf isolirte einfache oder mehrfache Kettenfasern, die vom Hauptstrange sich ablösen und ihren eigenen Weg durch das Mesenchym nehmen, entweder darin ziellos verlaufen oder als Masche wieder in den Hauptstrang zurückkehren. Von ersterer Art ist besonders eine Faser auffallend, die vom Außenrande des Hauptstranges abgeht, die Richtung zum Ectoderm einschlägt und dabei mehrere Kerne zeigt, die durch längere Plasma-Ausläufer verbunden sind, 249 III 5—8; von maschenbildenden Fasern gibt es mehrere, bis hinab zum Orbitalkorpel, durch den der Hauptstrang, aber auch einige isolirte Nebenstränge durchtreten. Die Beziehungen zum Obliquus haben an Stärke zugenommen, und es ist bemerkenswerth, daß sehr voluminöse Stränge vom Trochlearis zum O. minor-Stamme gehen, diesen umfassen und dann weiter zum Obliquus ziehen. Bei dieser Umfassung lässt sich aber nicht mit irgend welcher Bestimmtheit erkennen, ob die der Länge nach laufenden Fasern des O. minor-Stammes mit denen senkrecht darauf gerichteten Trochlearis-Fasern noch irgend eine directe Communication haben, oder ob die ersteren nur durch die letzteren hindurch ihren Weg ungestört fortsetzen — beides ist durchaus möglich, vielleicht auch der Fall. Es ist dabei aber besonders in Rechnung zu ziehen, dass in dem vorliegenden Stadium bereits eine wesentliche topographische Verschiebung der in Rede stehenden Organe stattgefunden hat: wie der ganze Bulbus oculi markirter und vorragender geworden ist, so hat sich auch der Obliquus superior weiter über ihn hinweg geschoben, wodurch dann auch sein Zusammenhang mit den distalen Zweigen des Trochlearis mehr nach vorn gezogen, letztere also von der Orbitalwand mehr horizontal nach außen gerichtet erscheinen. So bahnt sich allmählich eine Situation an, in welcher die distalen Partien des Trochlearis zwar immer noch in einem schrägen Winkel gegen den längs verlaufenden Stamm des O. minor gerichtet sind, aber aufhören senkrecht an ihn heranzutreten, um allmählich sogar in derselben Horizontal-Ebene unter seinem Faserstrange hindurch an den Obliquus zu gehen.

Was hier von der linken Seite beschrieben wird, gilt auch von der rechten, wo noch mehr herumvagirende Kettenfasern zwischen Chiasma und Orbitalwand angetroffen werden, während der

Hauptstrang sich etwas vor der Orbitalwand in zwei Äste spaltet, die getrennt durch die Orbitalwand ziehen, um dann sich in der Nähe des O. minor-Stranges zu vereinigen und mit breiter Bahn unterhalb des letzteren, ihm dicht angelagert, an den Obliquus zu begeben. Hinter dieser dicken Fasermasse der Hauptstränge findet sich dann noch ein isolirter Zweig direct in den O. minor einlaufend, welcher in einem separaten Canal durch die Orbitalwand aufsteigt und dem Trochlearis-Strang sich anfügt; er scheint keine directen Beziehungen zum Obliquus zu gewinnen.

An dem Embryo XXXVI 658 von 30 mm ist besonders auffallend, dass auf der rechten Seite eine doppelte Wurzel für den Trochlearis besteht. Das Chiasma findet sich auf 662 I 1 und 2, auf letzterem Schnitt treten Chiasmafasern aus, ebenso auf dem folgenden; Kerne begleiten sie bis dicht vor den Austritt. Auf dem nächsten Schnitt geht der Trochlearis dann seinen normalen Weg abwärts, freilich ist der Strang nicht so kräftig, wie man nach dem Alter des Embryo erwarten sollte. Dies erklärt sich aber, wenn man die Schnitte 662 I 9 und 10, also sieben Schnitte hinter dem Chiasma, vor Augen bekommt, denn auf denselben erscheint ein zweiter und wesentlich stärkerer Strang, dessen Zusammenhang mit Chiasmafasern aber nicht deutlich wird. Dass dieser hintere, bedeutend stärkere Trochlearisstrang keine Chiasmafasern enthalte, ist schwer zu glauben: sicher ist nur, dass innerhalb des Medullarrohres eine Verbindung von Chiasmafasern mit dem Strange, wo er in das Medullarrohr ein- resp. austritt, nicht wie sonst constatirt werden kann. Beide Stränge, der vordere und der hintere, verbinden sich weiter abwärts auf 662 II, aber es wird nicht deutlich, wie Trochlearis- und O. minor-Fasern sich dabei gruppiren. Auch nach dem Zusammenfließen beider Stränge finden sich vagirende Kettenfasern, die im Mesenchym auftreten, theils als Maschenbildungen, theils als isolirt verlaufende und im Mesenchym endende Bildungen, die vielleicht ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem O. minor bereits verloren haben. Eine ganze Reihe von Ästen und Zweigen treten durch den Orbitalknorpel hindurch: einige stehen noch im Zusammenhang mit dem O. minor-Strange, andre lagern sich ihm dicht an, gehen aber um ihn herum, direct zum Obliquus. Es hat dabei durchaus den Anschein, als ob die Scheidenbildung beiden Nerven gemeinsam sei; aber die Fasern des einen laufen quer zu den Fasern des andern, theils an die Ober-, theils an die Unterseite des Obliquus-Bauches. Der im Allgemeinen

runde Querschnitt des O. minor-Stranges wird an den Stellen, wo ein Trochlearis-Ast sich ihm anschmiegt, oval oder elliptisch zusammengedrückt und nimmt nach dem Vorbeitritt des Trochlearis wieder seine runde Form an. Auf der Strecke zwischen dem G. Gasseri und dem sich ihm anlagernden Trochlearis, letzterem aber viel näher, gehen (sensible?) Zweige vom Stamme des O. minor sowohl an das Ectoderm oberhalb des O. major, als auch durch den Orbitalknorpel hindurch in das Mesenchym — also in die spätere Schädelhöhle, deren Wandung eben den Orbitalknorpel darstellt.

Auf der linken Seite sind Verletzungen in der Nähe des Chiasma eingetreten, die kein klares Bild erlauben: aber von einer Theilung der Trochleariswurzel ist nichts zu sehen; dagegen gibt es auch hier mancherlei vagirende Kettenfasern. Am Stamme des O. minor vorbei ziehen drei gesonderte distale Zweige des Trochlearis, alle drei dem O. minor dicht angelagert, als hätten sie sich erst eben von ihm losgelöst, der letzte sogar, als umfasse er ihn sowohl oben wie unten durch eine Art von Maschenbildung. Auch sensible Zweige an das Ectoderm scheint der Stamm des O. minor abzugeben, aber keinen durch den Orbitalknorpel aufsteigenden in das Innere der späteren Schädelhöhle.

Bei dem 34 mm langen Embryo XXXVI 670 findet sich auf der rechten Seite ein proximaler Trochlearis-Strang, der trotz der vorgeschrittenen Größe des Embryo doch verhältnismäßig schwächer, als z. B. der des vorigen ist. Eine Anzahl vagirender Fasern umgeben ihn, an einigen Stellen bilden sie förmliche Netze um ihn, 673 I 5—8, durch den Orbitalknorpel tritt aber nur ein Strang durch und geht direct auf den Obliquus los, ohne dem O. minor-Strang angelagert zu sein, 673 II 4 u. 5. Auf 673 III 6—9 finden sich noch zwei Zweige von geringerem Umfange, die auch an den Obliquus gehen und bis in den Orbitalknorpel verfolgt werden können, aber nicht weiter, so dass man nicht recht klar darüber wird, woher sie stammen, wohin sie gehen.

Auf der linken Seite herrschen einfache Verhältnisse am Hauptstrange; wenig oder gar keine vagirende Nebenfasern; eine Faser von geringem Umfange steigt vom Stamm des O. minor direct durch die Orbitalwand auf und geht in den Hauptstrang des Trochlearis, welcher erst etwa 20 Schnitte später den Orbitalknorpel passirt und, dem O. minor-Stamm dicht angelagert, so dass man glauben möchte, er ginge mitten durch ihn durch, 673 III 6 und 7, sich in zwei

Zweige theilt, die nicht weit von einander in den Obliquus münden.

Die Sparsamkeit der vagirenden und auch der direct vom Stamme des O. minor aufsteigenden Fasern ist bemerkenswerth an diesem Embryo: ob sie bereits rückgebildet sind, oder überhaupt nicht angelegt wurden, bleibt unentschieden.

Zusammenfassung.

Bei *Scyllium catulus* ward besonders darauf geachtet, die Beziehungen des Trochlearis zum Obliquus superior von den Anfangsstadien der Entwicklung dieses Muskels an zu verfolgen, was aber nur dadurch geschehen kann, dass man die Entwicklung des Ophth. minor in ihrem Verhältnis zur Mandibularhöhle feststellt.

Die Anfänge des O. minor liegen dorsal von dem Dache der Mandibularhöhle und umfassen die Theile desselben, aus welchen der Obliquus hervorgeht. Beide wachsen pari passu frontalwärts, wobei der O. minor eine Anzahl von Kettenfasern dorsalwärts dem absteigenden Trochlearis entgegensendet. Da aber der Obliquus immer weiter über den Augapfel nach vorn rückt, so müssen die erst verhältnismäßig spät auswachsenden Trochlearisfasern, nachdem sie die Verbindung mit den aufsteigenden Kettenfasern des O. minor erreicht haben, von hinten her an den Bauch des Obliquus herantreten, was nicht nöthig gewesen wäre, wenn der Obliquus im Zusammenhang mit der Mandibularhöhle bliebe.

An den Stadien von 15—25 mm kann man die Auflösung des Stranges, der den Obliquus mit der Mandibularhöhle verbindet, Schritt für Schritt verfolgen; die O. minor-Zweige, welche diesem Schlauch anliegen, gehen gleichfalls zu Grunde. Dieser Prozess ward oben in Einzelheiten dargestellt, wobei die Bildung eines Maschenwerkes von Kettenfasern wiederum zur Beobachtung gelangt.

Der Obliquus-Sack zeigt gleichzeitig mit dem Beginn von Muskelfaserbildung eine Bifurcation seiner Gesammtmasse, wodurch zwei Ansatzstellen am späteren Schädelgerüst geschaffen werden. Derweil krümmt sich, infolge der Hirn- und Kopfbeuge, sowohl der Strang des Ophth. major als auch der ihm parallel laufende O. minor, an dem sich Astbildung documentirt. Diese Äste laufen z. Th. ober- z. Th. unterhalb des O. major nach vorn, bis an die

Stirn- und Nasengegend. Bei der fortgesetzten Bildung von Kettenfasern werden auch solche für den Obliquus abgegeben, also beträchtlich früher, als eigentliche Trochlearisfasern sich zeigen.

Diese Fasern, welche vielleicht z. Th. sensibler Natur sind, umspinnen den Obliquus in allen Richtungen. Gewisse Kerne und Plasmamassen, welche im Innern des Obliquus angetroffen werden und sehr bald Zeichen des Verfalls erkennen lassen, machen den Eindruck, Ganglienleisten-Elemente zu sein; ob sie mit den Kettenfasern zusammhängen, ist unsicher.

Auch Placoden des G. mesocephalicum finden sich bei *S. catulus* in der Nähe des Obliquus und bilden ebenso wie bei *Mustelus* selbständige Nervenfasern. Auch finden sich gelegentliche Verbindungen durch solche Placoden mit dem Oculomotorius.

Die aufsteigenden Kettenfasern stehen als Maschenwerk nicht nur mit den Ästen des O. minor, sondern auch mit den Kettenfasern um den Obliquus in Zusammenhang, und man gewahrt an ihnen lebhafte Kernvermehrung. Nur zweimal gelang es, nackte Trochlearisfasern bis an den Obliquus vordringen zu sehen. Es gehen aber auch Kettenfasern vom O. minor an das Ectoderm, und oft genug machen viele dieser Kettenfasern den Eindruck, wirkliche Nervenfasern zu begleiten, so dass es schwer ist, festzustellen, welche Fasern nur Scheidenzellen, welche auch Nerven führen.

Einige Kettenfasern gehen getrennten Laufes parallel mit dem absteigenden Trochlearisstrange bis hinauf zum Chiasma und scheinen dort sich dem Medullarstrange einzufügen, ja wohl auch über das Dach des Isthmus hinüberzuwandern.

Andrerseits gibt es auch Fälle, in denen der Trochlearis mit doppeltem Strange aus dem Isthmus hervortritt, dessen einer in deutlichem Zusammenhange mit dem Chiasma steht, während der andre weiter rückwärts austritt und seinen Zusammenhang mit dem Chiasma nicht klar erkennen lässt.

Galeus canis.

Leider besitze ich nur wenige Embryonen dieses Selachiers, kann also keine zusammenhängende Darstellung der Trochlearisbildung bei demselben liefern. Immerhin sind einzelne Punkte zur Wahrnehmung gelangt, die es rechtfertigen, an dieser Stelle Erwähnung zu finden.

Ein Embryo, VII 1, von 8 mm Länge, sagittal geschnitten, zeigt das Folgende. An den Neuromeren des Rautenhirns trifft man, ähnlich wie bei *Torpedo ocellata*, jene merkwürdigen Kerben auf der Grenze des Trigeminus-Neuromer 1 und 2 und zwischen Trigeminus-Neuromer 2 und Facialis-Neuromer. Die Kerben bestehen nur in einem nicht tiefen, aber sehr bestimmten und scharfen Auseinanderweichen der drei benachbarten Neuromere und kommen auf beiden Antimeren vor. Diese Erscheinung ist also nicht auf *Torpedo* beschränkt, wie ich anfänglich glaubte. An den älteren Embryonen habe ich sie nicht mehr wahrgenommen.

Vor der Trigeminusplatte finden sich auf der einen Seite zwei beträchtlich große Klumpen; in der Nähe des Ectoderms bei VII 2 III 11—16 der größere, auf der Höhe des Trochlearis-Neuromers 2, der zweite etwas kleinere weiter vorn, seitlich vom Kleinhirn- (resp. Trochlearis 1) Neuromer (Taf. 22 Fig. 10). Beide sind abgerundet mit glatten Rändern, der größere etwas oval mit zugespitztem Pole gegen die Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum, von der er aber bereits abgelöst ist. Auf der andern Seite liegt ein Klumpen dem Dache des Kleinhirn-Neuromers seitlich an; von der Commissur der beiden Ganglien geht aber noch ein Strang bis auf die Höhe des ersten Trochlearis-Neuromers, wo er in einer geringen ovalen Anschwellung endet.

Bei einem horizontal geschnittenen Embryo von 10 mm, VII 4, findet sich auf der rechten Seite noch ein starker Rest des primären Trochlearis, der auf der Gasseri-mesocephalicum-Commissur wurzelt; in seiner vorderen Verlängerung bestehen zwei kleinere Klümpchen auf der Höhe des zweiten Trochlearis-Neuromers. Auf der linken Seite fehlen dieselben. Von einem Ophthalm. minor ist noch keine Spur zu sehen.

Ein zweiter Embryo von 10 mm Länge, VII 8, ist sagittal geschnitten und zeigt auf der einen Seite einen größeren Klumpen auf der Höhe des zweiten Trochlearis-Neuromers, dicht neben dem Ectoderm. Eine Verbindung mit der Commissur des Gasseri-mesocephalicum existiert nicht mehr, und kein Klümpchen neben dem Kleinhirn-Neuromer. Auf der andern Seite dagegen sind auf der Höhe der beiden Trochlearis-Neuromere je ein beträchtlich großer, gerundeter Klumpen zu sehen, freilich ohne Verbindung unter einander oder mit der Commissur.

Schließlich habe ich noch von einem 13 mm langen Embryo, VII 10, das Folgende zu beschreiben.

Dieser Embryo zeigt auf beiden Seiten an der typischen Stelle, d. h. an dem äußeren vorderen Winkel des im Übrigen durchaus abgerundeten G. Gasseri, den oben hervorgewachsenen Ophthalm. minor, VII 14, I 11 (links). Dieser Nerv ist noch dünn, zeigt aber mehrere Plasmastränge mit daran lagernden Kernen. Ob der Strang bereits wirkliche Nervenfasern oder nur Kettenfasern darstellt, kann ich nicht bestimmen. Sein Abgang vom Ganglion nimmt aber sieben Schnitte von je 7,5 μ in Anspruch, geschieht also auf ziemlich breiter Basis. Sein Wachsthum nach vorn ist aber noch sehr gering, nicht weiter als etwa der Durchmesser des G. Gasseri beträgt. Sehr wesentlich aber ist, dass über dem eigentlichen Ophthalm. minor-Strange noch weitere, freilich sehr unregelmäßige Zellreste sich vorfinden, die sogar gleichfalls Zusammenhang mit dem dorsaleren Theil des G. Gasseri aufweisen und gleichzeitig netzförmig über einander gelagert erscheinen. Obwohl es scheint, als ob diese Zellen gelegentlich auch mit dem beginnenden Strange des Ophthalm. minor in Verbindung stehen, macht diese ganze, sich über einige zwanzig Schnitte vertheilende zerstreute Zellmasse den Eindruck, eine Bildung für sich und entweder ein Rest des basalen Theiles der früher mit der Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum zusammenhängenden Trigeminusplatte zu sein, oder dem Netzwerk zu entsprechen, aus dessen Maschen sich bei *Mustelus* und den andern Squaliden vermuthlich eine Verbindung zwischen dem Ophthalm. minor und jenen zu Grunde gehenden Resten des primären Trochlearis herstellt. Es ist schwer zu glauben, dass diese zerstreuten Zellmassen völlig zu Grunde gehen sollten; wenn sie aber erhalten blieben und bei dem Aufbau des definitiven Trochlearis Verwendung finden sollten, so könnten sie vielleicht in die distalen Zellketten aufgenommen werden, durch welche bei den übrigen Squaliden der absteigende Trochlearis vervollständigt wird.

Raja batis.

Die grundlegenden Vorgänge der Ganglienleistenbildung be *Raja batis* stimmen mit denen von *Torpedo* in allem Wesentlichen überein, so dass es zur Darstellung derjenigen Verhältnisse, die für die Bildung der Trigeminusplatte und der aus derselben hervorgehenden Ganglien und Nerven bei *Raja* wichtig sind, aus-

reichen wird, ein Paar allgemeinere Bemerkungen hier vorauszuschicken.

Die für *Raja* charakteristischen Zustände betreffen die Natur der Neuromere, welche sich durch seitliche Hervorwölbung sehr viel stärker accentuiren und die geringere Compactheit der Trigeminusplatte selbst, welche durchgehends netzförmiger sich aufbaut, als bei *Torpedo*. In diesen beiden Eigenthümlichkeiten beruht aber zugleich der Werth, den die Untersuchung der *Raja*-Embryonen für die Erkenntnis der morphologisch-phylogenetischen Probleme besitzt, welche sich an den Trochlearis knüpfen.

Durch die verhältnismäßig starke seitliche Vorwölbung der Neuromere lässt sich bei *Raja* noch leichter als bei den übrigen Selachiern anschaulich machen, dass in den Bereich der Trigeminusplatte resp. des durch die Insertion der G. Gasseri-Wurzeln caudal und die Insertion des Trochlearis frontal begrenzten Gehirnbezirks vier Neuromere aufgehen, dass somit vier Neuromere und ihnen etwa zugehörige peripherische Nerven sich auf den Leibes- resp. Kopfabschnitt beziehen lassen, der durch die Mandibularhöhle, als Theil der Mesoderm-Gliederung, bezeichnet wird. Dabei muss aber festgehalten werden, dass das Neuromer, welches ursprünglich vor dem Facialis-Neuromer liegt und anfänglich von der Hinterhirnplatte freigelassen wird, auch bei *Raja* bald nach der Differenzirung der Trigeminusplatte durch das Sichrückwärtsschieben der Kopfganglienleiste in den Wurzelbereich des Ganglion Gasseri gezogen wird und ebenso wie bei den übrigen Selachiern sogar den Hauptheil der sensibeln Nervenwurzeln trägt. Ebenso bestimmt lässt sich aber auch bei *Raja* wiederum feststellen, dass der Haupttheil der Fasern des R. maxillaris inferior aus dem ursprünglich vor diesem Neuromer liegenden eigentlichen Trigeminus-Neuromer stammt und in das Ganglion Gasseri durch die vorderen Wurzeln geleitet wird, welche diesem eigentlichen, ursprünglichsten Trigeminus-Neuromer auf die Dauer verbleiben. Das G. Gasseri behält also auch bei *Raja* einen sich über zwei Neuromere ausdehnenden Wurzelbezirk und lässt schon dadurch seine Complicirtheit erkennen. Diese Verhältnisse verdienen Schritt für Schritt in ihrem Zustandekommen dargestellt zu werden — desshalb wende ich mich zur näheren Beschreibung der einzelnen Embryonal-Stadien und beginne mit einem Stadium von 4 mm Länge.

Embryo IV 215, sagittal geschnitten, 4 mm lang, zeigt eine von

der Höhe des späteren Vorderhirns bis zu dem zwischen Facialis und Trigeminus liegenden Neuromer nicht unterbrochene Ganglienleiste, welche oberhalb des Mandibularhöhlen-Mesoderms sich staut und noch nicht zwischen Mandibularhöhle und Ectoderm ventralwärts hinabgewachsen ist (Taf. 22 Fig. 1). Der Theil, welcher das Trigeminus-Neuromer bedecken soll, ist erst auf halber Höhe desselben angelangt. In diesem Stadium sind das Ohr-, das Facialis-, das davor liegende freie sowie das eigentliche Trigeminus-Metamer bereits deutlich als gleichmäßig große gewölbte Abschnitte des Medullarrohres durch Einbuchtungen kenntlich, das spätere Trochlearis- und die davor liegenden Neuromere der vorderen Hirn-Abschnitte aber noch nicht durch Gliederungen angedeutet. Auf diesem Stadium ist die Hirnbeuge noch nicht über 70° fortgeschritten, und die Knickungsstellen auf der ventralen Wandung sind ziemlich abgerundet. Die Kopfbeuge, d. h. die Einbuchtung des Ectoderms in der Gegend der späteren Hypophyse, ist höchstens 45° und gleichfalls sehr abgeflacht.

Embryo IV 188 von 4,5 mm zeigt bereits die Trigeminusplatte in voller Breite, über dem Facialis- und Trigeminus-Neuromer I ist die Wucherung der Ganglienleiste bereits bis zur ventralen Contur vorgeschritten; aber über der Mittellinie des Medullarrohres besteht noch ein ununterbrochener Zusammenhang der Ganglienleisten-Wucherung von dem Vorderhirn bis zum Trigeminus-Neuromer II. Hirn- und Kopfbeuge haben etwas zugenommen, aber vor dem Trigeminus-Neuromer I sind noch keine deutlichen Abgrenzungen weiterer Neuromere wahrnehmbar. Der Zusammenhang des Medullarrohres mit dem Ectoderm an der Umgebung des vorderen Neuroporus ist noch intact (Taf. 22 Fig. 2).

Embryo IV 187, um Weniges weiter entwickelt, zeigt die Trigeminusplatte im Begriff, sich in zwei ziemlich gleich große Abschnitte zu gliedern, deren hinterer sich über das Trigeminus-Neuromer I, der vordere über die Trochlearis-Neuromere hinab erstreckt (Taf. 22 Fig. 3). Das von letzterem bedeckte Stück des Medullarrohres, schmäler als die davor und dahinter liegenden, streckt sich mehr in die Länge und lässt die Vermuthung zu, dass sie aus zwei ursprünglich gesonderten Neuromeren bestehe, die aber zufolge der in ihrem Bereich sich vornehmlich einstellenden Hirnbeuge an freier Entfaltung gehindert werden.

Embryo IV 190, von 5 mm Länge (Taf. 22 Fig. 4), zeigt nun, dass der vordere Abschnitt der Trigeminusplatte, den der vorige

Embryo markirte, und der dem Trochlearis-Neuromer entsprach, nach vorn in eine auf das Vorderhirn zu gerichtete und mit dem dort hinabsteigenden vorderen Stück der Ganglienleisten-Wucherung in Zusammenhang stehende Platte ausläuft, aus welcher in weiterer Entwicklung das Ganglion mesocephalicum hervorgeht. Der Trochlearis-Theil der Hinterhirnplatte reicht über die Seite der Trochlearis-Neuromere bis auf die dorsale Mittellinie hinauf und bildet dort eine breite Platte, welche indess in diesem Stadium nicht mehr mit einer Ganglienleisten-Wucherung des davor liegenden Mittelhirns in Zusammenhang gefunden wird. Letztere ist vielmehr verschwunden, sie hat sich aufgelöst, nur hie und da bleibt bei einigen Embryonen noch ein Rest derselben erhalten. Dadurch markirt sich eine vordere Grenze der gesammten Trigeminusplatte, und diese vordere Grenze liegt da, wo später das Chiasma des Trochlearis sich ausbildet, zugleich die Grenze des Isthmus gegen das Mittelhirn. Verfolgt man dagegen den hinteren Abschnitt der Trigeminusplatte sowohl in seinem Zusammenhang mit dem Medullarrohr, als auch seine peripherische Ausbreitung, so sieht man, dass derselbe vor dem Vorderrande des Trigeminus-Neuromers I noch einen Fortsatz zur dorsalen Mittellinie des Neuralrohres entsendet, der freilich nicht mehr bis zur Mittellinie hinaufreicht, aber doch deutlich erkennen lässt, dass die Zellmassen dieses hinteren Abschnittes der Trigeminusplatte von dem Theil der Ganglienleiste herstammen, welche über dem Trigeminus-Neuromer I hervorwucherte. Caudalwärts reicht dieser hintere Abschnitt auf diesem Stadium noch nicht über den Hinterrand des Trigeminus-Neuromers I weg, das Trigeminus-Neuromer II ist ganz frei von Ganglienleistenzellen, sowohl dorsal wie lateral.

Nach der Peripherie erstreckt sich aber der hintere Abschnitt der Trigeminusplatte ventralwärts über den hinteren Theil der Mandibularhöhle hinab in den Kieferbogen und trifft daselbst zusammen mit demjenigen Theil des Mesectoderms, welcher von dem Zwischenhirn hinter der Augenblase am Innenrande desjenigen Theiles des Ectoderms sich ausdehnt, an welchem die Kopfbeuge sich bethätigt, und aus welchem die Hypophyse und weiter caudalwärts die Mundspalte — nicht die Mundbucht, weil es eine solche nicht gibt! — hervorgehen. Das hauptsächlichste Product dieses Theils der Trigeminusplatte bildet der spätere R. maxillaris inferior, und wir werden später sehen, dass auch die vordersten Wurzeln des G. Gasseri, durch welche der R. maxillaris inferior aus dem Medullarrohr aus-

tritt, aus Producten des hinteren Abschnittes der Trigeminusplatte gebildet werden. Ob und wie weit sich auch Fasern aus dem vorderen Abschnitt der Trigeminusplatte vielleicht sogar des G. mesocephalicum-Abschnittes an den Producten dieses ventralen Theils der Trigeminusplatte betheiligen, wird später erörtert werden.

An diesem selben Embryo kann man nun auch schon constatiren, dass in der That der Theil des Medullarrohres, aus welchem das Trochlearis-Neuromer gebildet wird, und über welchem die lange Ganglienleisten-Zellmasse sich findet, deren letzten Rest man noch in späteren Embryonalstadien über dem Chiasma antrifft, eine Längen-Entwicklung aufweist, die beträchtlicher ist als die der Trigeminus- und Facialis-Neuromere; zugleich weist sie auch schwache Andeutungen einer doppelten Seitenwölbung auf, freilich ohne entsprechende Kerben- oder Pfeiler-Entwicklung im Innern des zugehörigen Hohlraums. Man kann diese doppelte Wölbung besonders auch daran constatiren, dass zwischen dem dorsalwärts über das Trigeminus-Neuromer I gerichteten Ausläufer oder Rest des hinteren Abschnitts der Trigeminusplatte, also des hinteren Theils des späteren G. Gasseri, und des viel breiteren, vorderen, über dem Seitentheil des vorderen Trochlearis-Neuromers sich ausbreitenden Grundtheils der Trigeminusplatte, an deren Stelle später der proximale Theil des N. trochlearis hinabsteigt, — dass zwischen diesen beiden dorsalen Resten der Trigeminusplatte ein concaver Hohlraum zwischen ihr und dem Medullarrohr sich herstellt, welcher als Product der Vorwölbung des hinteren Abschnitts des langen Trochlearis-Neuromers anzusehen ist; diese Vorwölbung würde also einem ursprünglich selbständigen Neuromer, das füglich als Trochlearis-Neuromer II zu bezeichnen wäre, angesehen werden, und der davor liegende vordere bis zum Mittelhirn reichende Theil als Trochlearis-Neuromer I. Aber, wie gesagt, eine scharfe Trennung dieser beiden Neuromere nach Art derjenigen, die wir bei den Neuromeren des Trigeminus, Facialis und auch zwischen Trigeminus I und Trochlearis II finden, ist nicht vorhanden oder wenigstens nicht in gleicher Weise. Was ihr in späteren Stadien vielleicht entspricht, werden wir weiter unten hören.

Bei Embryo IV 189 von 6 mm Länge (Taf. 22 Fig. 5) ist die Trigeminusplatte schon etwas mehr auseinandergezogen, und die Verbindung zwischen den vorderen und hinteren Abschnitten etwas verdünnt. Der Übergang des vorderen Abschnittes in das spätere G. mesocephalicum ist in die Länge gezogen, der nach oben gerichtete

Strahl vor und über das Trigeminus-Neuromer I wird geringer an Umfang und durchbrochen, während die auf die Mittellinie des Trochlearis-Neuromers I gerichtete Platte noch breit und ziemlich compact bleibt. Der hintere Abschnitt der Trigeminusplatte umfasst jetzt schon das ganze Trigeminus-Neuromer I und fängt an, auf das Trigeminus-Neuromer II hinüberzugreifen. Die Furche zwischen Trigeminus-Neuromer I und Trochlearis-Neuromer II nimmt eine schräge Lage an, indem das letztere sich nach oben mehr zusammenschließt, während die beiden Trochlearis-Neuromeren verschmelzen und zugleich durch die Hirnbeuge sich ventral zusammendrängen. Dadurch wird nicht nur die zwischen ihnen bestehende seitliche Furche verflacht, sie verkürzen sich auch in ihren Bodenplatten gegenüber den angespannter bleibenden Flügelplatten. Aber man kann noch in diesem Stadium sehr gut die seitliche Wölbung der beiden Neuromeren erkennen; über dem vorderen Neuromer liegt der Rest der Ganglienleistenzellen des vorderen Abschnitts der Hinterhirnplatte.

Embryo VI 317 von 8 mm Länge zeigt uns nun die Trigiminusplatte im Begriff, mit dem hinteren Abschnitt über die Trennungsfurche der beiden Trigeminus-Neuromere hinüberzugreifen und gleichzeitig nach hinten zu an Umfang zu gewinnen (Taf. 22 Fig. 6). Aber auch nach vorn vergrößert sie sich und incorporirt allmählich den vorderen Abschnitt in der Weise, dass er sich breiter mit dem hinteren verbindet und gleichzeitig den Zusammenhang mit der dorsalwärts über dem Trochlearis-Neuromer I liegenden Ursprungsplatte verringert. So gelangt der hintere Abschnitt zur Übermacht über den vorderen und damit auch zur indirecten Verbindung mit dem sich gleichfalls vergrößernden Stück, aus dem das G. mesocephalicum hervorgeht. Die beiden Trochlearis-Neuromere zeigen keine wesentliche Veränderung.

Ich überspringe nun die Beschreibung der Stadien von 9 und 10 mm Länge, um die Verhältnisse eines Embryos von 11 mm darzulegen, welcher in jeder Weise charakteristisch für die Entwicklungsweise von *Raja* ist, zugleich aber auch weitere Klarheit über die morphologisch-phylogenetische Bedeutung dieser Verhältnisse anbahnt.

Embryo VI 375 von 11 mm Länge (Taf. 22 Fig. 7) zeigt neben der cellulären Concentration des G. Gasseri und des G. mesocephalicum, wie wir sie ähnlich auch bei den übrigen Selachiern antreffen,

die specifische Eigenthümlichkeit von *Raja* in der netzförmigen Auflösung der übrigen Theile der Trigeminusplatte. Die Concentration betrifft hauptsächlich ihren hinteren Abschnitt, welcher gleichzeitig durch Zellvermehrung sich stark ausdehnt und mit dem Hauptttheil der Basalfläche schon unter das Trigeminus-Neuromer II gerückt ist, während dem Trigeminus-Neuromer I nur noch das sich immer mehr verschmälernde und ausziehende, wie ein vorderer Ausläufer erscheinende Wurzelstück verbleibt, durch welches später die Fasern des N. maxillaris inferior in und durch das G. Gasseri hindurchziehen. Im Gegensatz hierzu gestaltet sich der ursprüngliche vordere Abschnitt der Trigeminusplatte, welcher über dem Trochlearis-Neuromer I entstand und über dessen Seiten abwärts zog, immer mehr zu einer netzförmigen Bildung, deren Maschen neben, über und unter einander liegen und von unregelmäßiger Gestalt und ungleicher Größe sind. Diese Umgestaltung des vorderen Abschnitts der Trigeminusplatte geht auch auf den basalen Theil derselben über, wo er mit dem hinteren Abschnitt zusammentrifft, so dass von hier aus, also dem Vorderrande des jetzt als G. Gasseri anzusprechenden hinteren Abschnittes, bis hinauf auf das Dach des Trochlearis-Neuromers I ein solches unregelmäßiges Netz von Ganglienleistenzellen zu sehen ist. Von diesem gehen auch Ausläufer an das G. mesocephalicum, resp. an den compacteren Verbindungsstrang derselben mit dem G. Gasseri, den wir bei Torpedo als Commissur kennen lernten. Diese netzartigen Reste des vorderen Abschnittes der Trigeminusplatte verbreiten sich durch den ganzen Raum zwischen Ectoderm, Medullarrohr und der Mandibular- und Prämandibularhöhle und werden durch die auch bei *Raja*-Embryonen bestehenden seitlichen Ectoderm-Einstülpungen bis tief in die spätere Sattelhöhle hineingeschoben. Man wird unschwer in diesen netzförmigen Resten, welche sowohl unmittelbar von der vorderen Peripherie des G. Gasseri als auch von dem dorsalen Rande der zum G. mesocephalicum führenden Commissur gegen die Einsenkung des seitlichen Ectoderms führen, die ähnlichen, netzförmig verstrickten Fasern wiedererkennen, welche schon von den Embryonen verschiedener Squaliden beschrieben und als Vorstadien des Ophth. minor und seiner zum späteren Trochlearis hinaufwachsenden Zweige erkannt wurden. Es ließ sich bei den *Mustelus*-Embryonen — und ebenso bei denen der Scylliiden — immer nur wahrscheinlich machen, dass inmitten des mesodermalen Mesenchyms solche Reste der Trigeminusplatte vorkämen:

mit Sicherheit ließen sie sich aber nicht von den zahlreichen, sie umgebenden Mesenchym-Elementen unterscheiden. Bei dem vorliegenden *Raja*-Embryo, ebenso bei den weiter zu beschreibenden älteren Stadien ist der Nachweis solcher netzförmigen Reste sehr leicht, und es braucht schwerlich betont zu werden, dass die weitere Auflösung der Netze als solcher dazu führt, isolierte Zellelemente der Trigeminusplatte inmitten des Mesenchyms zu schaffen — gerade so, wie sie bei *Mustelus* gemuthmaßt wurden. Die Materialien zur Bildung des O. minor wären also auch bei *Raja* durch diese netzförmigen Bildungen vorgezeichnet — auch findet sich hie und da ein schwacher Ansatz zu einer specifischen O. minor-Anlage, aber zu einer wirklichen Ausbildung eines Ophthalm. minor kommt es bei *Raja* ebenso wenig wie bei *Torpedo* — ein Umstand, der von beträchtlichem Interesse ist[1].

Der Embryo VI 375 (Taf. 22 Fig. 7) bietet uns aber auch Gelegenheit, ein andres Verhältnis fester zu begründen. Wie schon hervorgehoben, ist bei keinem Selachier-Embryo klarer angedeutet, dass der von mir als Trochlearis-Neuromer benannte Abschnitt des Hinterhirns aus zwei von Hause aus geschiedenen Neuromeren besteht, als bei *Raja*. Diese größere Klarheit bei *Raja*-Embryonen liegt in dem Umstande, dass die seitlichen Wölbungen der einzelnen Neuromere bei der weiteren Entwicklung des Hirnrohres ungleich stärker sind, als bei den übrigen Selachiern. So geschieht es, dass der hintere Theil des Gesammt-Trochlearis-Neuromers eine fast vollkommen dem darauf folgenden Trigeminus-Neuromer I gleiche Hervorwölbung seiner Seitenwandungen erkennen lässt, die aber anders gerichtet oder gelagert ist, als die darauf folgenden Trigeminus I- und II- und das Facialis-Neuromer. Während die letzteren drei die Seitenwandungen des immer mehr auseinanderweichenden vierten Ventrikels darstellen, schließt das Trochlearis-Neuromer II, also der hier in Frage stehende hintere Theil des Trochlearis-Gesammt-Neuromers, den vierten Ventrikel nach vorn hin ab, seine

---

[1] EWART & MITCHELL (Sensory canals of the common Skate. in: Trans. R. Soc. Edinburgh Vol. 37 1892 pag. 90) sagen: »the superficial ophthalmic branch of the trigeminal so completely blends with the ophthalmicus superficialis division of the facialis that it is all but impossible to trace its fibres.« Vielleicht erklärt sich diese »Unmöglichkeit« durch den Umstand, dass ein O. minor auch bei dem von EWART & MITCHELL untersuchten Thieren schon im Embryo entweder nicht angelegt oder nicht ausgebildet wird.

Wandungen bilden die schräge Vorderwandung desselben in seinem Übergange zum Kleinhirn und Isthmus, welcher seinerseits aus dem vorderen Theile eben dieses Trochlearis-Gesammt-Neuromers, d. h. dem Trochlearis-Neuromer I, gebildet wird. Die Wandungen des Trochlearis-Neuromers II sind also mit ihrem concaven Theil fast caudalwärts gerichtet, und seine convexen äußeren Wölbungen richten sich infolgedessen fast quer gegen den Längsdurchmesser des vorangehenden Trochlearis-Neuromers I, das den Isthmus bildet; dass sich aber die Grenze beider Neuromere weniger scharf accentuirt, als bei den vorhergehenden Neuromeren, das liegt, wie schon früher mehrfach betont ward, daran, dass gerade diese beiden Neuromeren die eigentlichen Träger oder Angelpunkte der Hirnbeuge abgeben, in denen die jetzt schon fast rechtwinklige Knickung des Hirnrohres sich vollzieht, so dass die Wandungen beider Neuromere nicht in gleicher Richtung und Lagerung auf einander folgen können, sondern durch die Knickung des Gesammt-Hirnrohres seitlich und in ihren Basaltheilen auf einander gepresst erscheinen. Ob noch außer diesen Lagerungsverhältnissen Unterschiede der beiden Trochlearis-Neuromere in der Composition ihrer Wände Einfluss auf ihre äußere Erscheinung haben, lasse ich dahingestellt. Da aber das Trochlearis-Neuromer II dorsal durch die verdünnte Deckplatte, das Trochlearis-Neuromer I aber durch die höchst complicirten Windungen des Kleinhirns bedeckt wird, so wäre ein solcher Unterschied von vornherein begreiflich.

Dass es übrigens auch bei *Raja* nicht an Spuren einer vorübergehenden Ganglienbildung im Bereich der Trochlearis-Neuromeren fehlt, werden wir weiter unten noch erfahren, so dass also auch für einen Anschluss an die durch *Torpedo* repräsentirte Entwicklungsweise der Trigeminusplatte Anhaltspunkte gegeben sind.

Embryo VI 384 von 13 mm Länge möge hier angeführt werden als weiterer Zeuge für die Richtigkeit der Auffassung der Duplicität der Trochlearis-Neuromeren. Der auf Taf. 22 Fig. 8 abgebildete Schnitt zeigt auf das Deutlichste die Identität der Composition und Gestaltung des Trochlearis-Neuromers II mit den Trigeminus- und Facialis-Neuromeren, während gleichzeitig vor demselben ein Ausschnitt des Isthmus des Trochlearis-Neuromers I sich als unabhängige Anschwellung zeigt, die auch noch als solche auf einem der Median-Ebene viel näher gelegenen Schnitt deutlich bleibt durch die Einschnürungen, die sowohl gegen das Trochlearis-Neuromer II als auch gegen das davor liegende Mittelhirn sich zu erkennen geben. Auch

sieht man auf den weiteren Schnitten, dass die innere Wandung dieses Trochlearis-Neuromers I eine leichte Concavität gegen das Lumen beibehält, weil dies Lumen auf den Schnitten zuerst in der Mitte des Neuromers auftritt und erst allmählich nach beiden Seiten hin sich vergrößert.

Ein Embryo von 21 mm Länge VI 301 zeigt in besonders deutlicher Weise, wie der ursprüngliche Zusammenhang des Trigeminus-Neuromers I mit dem hinteren Abschnitt der Trigeminusplatte, also der Grundlage des späteren G. Gasseri, sich vermindert und nur noch in einem lang ausgezogenen, schmalen Strange besteht, während die Hauptmasse unter dem Trigeminus-Neuromer II sich findet, in welches auch schon deutliche Wurzelfasern aus dem G. Gasseri eingedrungen sind. Durch jenen langen Strang treten später, wie schon oben bemerkt, Seitenhirnfasern aus dem Trigeminus-Neuromer I aus, um den N. maxillaris inferior zu bilden (Taf. 22 Fig. 9).

Von demselben Embryo bilde ich einen Schnitt ab, 305 II 6, weil derselbe auf das Deutlichste celluläre Reste der netzförmigen Structuren des dorsalen Theils des vorderen Abschnittes der Hinterhirnplatte aufweist, durch welche hindurch die proximalen Trochlearisfasern bei nur um Weniges größeren Embryonen ihren Weg zu nehmen hätten (Taf. 22 Fig. 9b). Diese Zellen liegen dorsal von dem eingestülpten seitlichen Ectoderm der obsoleten Schleimcanal-Anlagen.

Bei einem Embryo von 23 mm Länge VI 555 finden sich auf der Höhe des Trochlearis-Neuromers II neben einigen wenigen zelligen Resten der Trigeminusplatte auch auf beiden Seiten des Embryos kleine, wie bei *Torpedo ocellata* gestalteten Ganglienklümpchen (VI 558 II 1 ff. und 562 I 2—8), welche sogar, besonders der auf 562 gelegene, eine deutliche Fortsatzbildung aufweisen. Sonst sind wenig oder keine Reste der netzförmigen Bildungen vorhanden. Solche ganglienartigen Reste sind nun ausnahmsweise zu finden.

Bei Embryonen von 25, 26 und 28 mm Länge habe ich ebenso wenig Spuren aufgelöster netzförmiger Structuren der Hinterhirnplatte gefunden, wie auch nur den leisesten Anfang der proximalen Trochlearisfasern. Erst ein Embryo von 33 mm Länge lässt den Anfang der letzteren erkennen.

Dieser Embryo IV 263, also von 33 mm Länge, lässt auf beiden Seiten ziemlich deutliche, aber, da er sagittal geschnitten ist, doch

nicht im Zusammenhange erkennbare Fasern mit Kernen beobachten. Der erste Schnitt, auf welchem sich solche Fasern zeigen, ist bei 272 II 2. Der Schnitt liegt beträchtlich innerhalb des Isthmus, trifft also nicht das Medullarrohr an dieser Stelle, während sowohl das Mittelhirn, wie auch die Trigeminus-Neuromere und das Trochlearis-Neuromer II, als seitlich viel weiter vorspringend, durchschnitten sind. Zwischen beiden sieht man das Mesenchym der späteren Sattelgegend und gerade auf der Höhe des Isthmus eine feine Faser mit zwei aufeinander folgenden Kernen; neben und vor dieser kurzen Faser liegen noch zwei andere Fasern, jede mit einem Kern. Auf dem folgenden Schnitt 273 I 1 finden sich wiederum einzelne Kerne mit lang ausgezogenen Ausläufern, die durch die Färbung ihres Plasmas sich als nervös kennzeichnen. Einige liegen in derselben Richtung, wie die nach dem vorigen Schnitt, andre aber liegen so, als bildeten sie einen nach hinten und unten gerichteten Bogen, der von jenen gleichgerichteten Fasern abgeht, resp. auf sie zu läuft. Auch weiter ventral finden sich noch isolirte Kerne mit Ausläufern. Ein ähnliches Bild zeigt der folgende Schnitt, ja auf demselben liegt weiter ventral ein Kern mit langen, äußerst feinen, nach beiden Seiten gerichteten Ausläufern, dessen dorsal gerichteter auf einen andern Kern zugeht und mit dessen Plasma zu verschmelzen scheint. In der Hauptrichtung des späteren Trochlearis findet sich ein Stück Faser mit drei lang ausgezogenen spindelförmigen Kernen. Auch der folgende Schnitt bietet solche Bilder, und der dann folgende, also 273 I 4, lässt sogar eine größere Zahl solcher langer Fasern von feinstem Plasma mit mehreren auf einander folgenden spindelförmigen Kernen erkennen, die in einander unter einem Winkel von 30—40° sich kreuzenden Richtungen verlaufen. Schnitt I 5 bringt auch derlei und, noch ventraler gelegen, also in der Nähe der tiefsten Einsenkung des Ectoderms, eine fast quer gerichtete Faser mit mehreren Kernen. All diese Schnitte lassen nicht erkennen, ob die Faserstücke sämmtlich als Theilstücke der aus dem Medullarrohr austretenden proximalen Trochlearis-Fasern zugehören, oder ob sie Producte der netzförmigen Reste der Trigeminusplatte sind.

Leider kann ich nicht an noch weiter entwickelten Embryonen von *Raja batis* das definitive Zustandekommen des Trochlearis untersuchen, da mir ältere Embryonen fehlen.

An ihrer Statt will ich hier den Befund mittheilen, den ich an Embryonen von *Raja asterias* gemacht habe, deren Ähnlichkeit mit

R. batis in andern Entwicklungsthatsachen wenigstens wahrscheinlich erscheinen lässt, dass auch die Verhältnisse des Trochlearis nicht allzu weit von denen der *R. batis* abweichen werden.

Einige Stadien von *Raja asterias.*

Ein Embryo von 17 mm XXIVa 517 zeigt, dass als Rest der Trigeminusplatte auf 520 II 1—3 ein lockerer, sich theilender Strang existirt, welcher von der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum schräg dorsalwärts abgeht, aber sich sehr bald im Mesenchym verliert, wo seine weiteren Componenten nicht mehr unterschieden werden können; man kann aber auf einem der nächsten, der Mitte näher liegenden Schnitte noch deutliche netzförmige Reste der Trigeminusplatte constatiren.

Ein andrer Embryo von 20 mm Länge (XXIVa 527) lässt bereits Trochlearisfasern erkennen, aber noch nicht in definitiver Gestalt. Auf 540 und 541 kann man nämlich über dem seitlichen Theile des Isthmus mehrere Fasern erkennen, die kernbesetzt sind und auf 540 II 7 und 8 in mehrere einreihige Kettenfasern auseinanderlaufen und neben und unter die weit nach innen vordringende seitliche Ectoderm-Einsenkung hinabreichen, dabei, wie es scheint, sogar an Zahl zunehmen. Leider lassen sich diese Fasern nicht weiter verfolgen, so dass ihr Verlauf nicht klar wird, aber auf 541 III 6 und 7 erkennt man über dem Obliquus superior ihm parallel laufende Kernfasern, die in ihn eintreten, also offenbar die peripherischen Enden des Trochlearis darstellen. Dass diese Auffaserung des proximalen Trochlearis nicht der definitive Zustand der Nerven ist, lehrt der folgende Embryo.

Embryo XIV 391 von 27 mm Länge zeigt einen bereits concentrirteren Trochlearisstamm, der auf der Seite des Isthmus abwärts zieht, aber auf 393 II 12 eine Kettenfaser erkennen lässt, welche nach außen und vorn schräg neben dem Mittelhirn verläuft. Diese Faser kann ich leider auf dem benachbarten Schnitte nicht verfolgen, da derselbe zu abgeblasst ist. Aber die Richtung derselben ist so auffallend, dass es schwer ist, sich vorzustellen, sie sei aus dem Trochlearis-Neuromer ausgewachsen: man ist eher geneigt, sie für ein Product der netzförmigen Reste der Trigeminusplatte zu halten. Auf den folgenden Schnitten sieht man eine Menge auseinanderweichender Kettenfasern im Innern der Sattelbeuge, bei

denen allen aber dieselbe Unsicherheit bezüglich ihrer Herkunft bestehen bleibt.

Ein Embryo von 35 mm Länge XXIV 373 zeigt gleichfalls eine Zerfaserung des proximalen Trochlearis, sobald derselbe über die vorspringenden Seitentheile des Medullarrohres nach abwärts vorgedrungen ist. Diese Zerfaserung scheint zugleich eine Netzbildung zu involviren, aber auch eine Spaltung des Trochlearis in die schon bei den andern Selachiern beobachtete Dreitheiligkeit seiner distalen Reste, welche getrennt durch die Wandungen des Orbitalknorpels gehen, wo sie dann entweder vereinigt oder auch zu zweien gesondert in den Obliquus superior einlaufen.

Auch bei diesem Embryo bleibt die Frage ungelöst, welchen Antheil an der Auffaserung und Netzbildung des Trochlearis-Stranges etwa die Überreste der Trigeminusplatte haben, und da ich — vor der Hand wenigstens — kein ausreichendes Material von Raja-Embryonen besitze, um zu einer Klärung zu kommen, so muss es einstweilen bei der offenen Frage bleiben.

Zusammenfassung.

Die Entwicklung von *Raja*-Embryonen bringt die Neuromer-Bildung ausgeprägt zur Anschauung, da die seitliche Hervorwölbung der einzelnen Neuromere größer ist, als bei den andern Selachiern, — dementsprechend die Einschnürungen zwischen den Neuromeren tiefer. Dieser Umstand lässt auch das Trochlearis-Neuromer noch deutlicher aus zwei ungleichen Theilen bestehend erkennen, wodurch die Auffassung, er sei ursprünglich aus zwei selbständigen Neuromeren gebildet, gekräftigt wird.

Das zweite Trigeminus-Neuromer, welches ursprünglich ohne Ganglienleisten-Wucherung angelegt wird, wird sehr früh schon als Wurzelterritorium des G. Gasseri in Anspruch genommen.

Die Trigeminusplatte ist bei *Raja* weniger compakt, als bei *Torpedo*, ja sie löst sich frühzeitig in netzartige Bildungen auf, deren Zusammenhang mit der Scheidenzellbildung der Trochlearisfaser leider nicht ganz ins Klare zu setzen war. Es fehlt nicht an Andeutungen von Ganglienbildung im Bereich der Trochlearis-Neuromere; dagegen unterbleibt die Bildung eines Ophthalmicus minor, ähnlich wie bei *Torpedo*. Ob in den Resten der sich auflösenden Trigeminusplatte und in den gelegentlich vorkommenden kleinen

Trochlearis-Ganglien wirkliche Ganglienzellen sich noch vorfinden, ließ sich ebenso wenig ermitteln, wie die Trochlearisfasern bis zum Obliquus superior zu verfolgen waren.

IV. Über die morphologische Bedeutung des Trochlearis.

In dem ersten Abschnitt dieser Studie habe ich die thatsächlichen Ergebnisse niedergelegt, welche meine Untersuchungen über die Bildung der Neuromere bei *Torpedo* und *Mustelus* gefördert haben; in den Abschnitten über die Trochlearis-Bildung von *Raja batis* und *Scyllium catulus* sind weitere Angaben über die Neuromer-Bildung dieser beiden Selachier enthalten. Ich will nun versuchen, die Tragweite dieser Resultate für die Frage nach der Bedeutung des Trochlearis zu ermitteln.

Dabei darf ich unmittelbar anknüpfen an die Erörterungen, welche den Schluss der 23. und 24. Studie bilden, besonders derjenigen, die l. c. pag. 248 beginnen. Ich hatte dort die Frage zu behandeln, ob der Obliquus superior als ein Myotom- oder als ein Visceral-Muskel anzusehen sei — eine Frage, die seit Jahrzehnten mal so, mal so beantwortet wird. Damals hatte ich speciell die Schlussfolgerungen ins Auge zu fassen, durch welche KOLTZOFF das Problem zu lösen gedachte, indem er den Obliquus superior als Myotom-Muskel und den Trochlearis als ventralen motorischen Nerven proclamirte.

Auf die Argumente, welche ich l. c. pag. 250ff. gegen diese Auffassung geltend machte, will ich zunächst nicht zurückkommen, vielmehr sie zu ergänzen suchen durch diejenigen, welche aus den Entstehungs- und Entwicklungs-Verhältnissen des Trochlearis neu gewonnen worden sind. Und da steht an erster Stelle der Befund, den die Untersuchung der *Torpedo*-Embryonen ergeben hat.

Schon vor mehr als 20 Jahren habe ich in der 10. Studie pag. 478 die Angabe gemacht, dass bei *Torpedo*-Embryonen die Entstehung des Trochlearis im Zusammenhang mit einem Ganglion geschähe, das vor dem G. Gasseri gelegen sei, und benutzte diese Angabe als Argument gegen die damals schon von VAN WIJHE behauptete Natur des Trochlearis als ventralen Vorderhirn-Nerven. Ich habe später diese Angaben allerdings wesentlich modificirt und ebenso die darauf basirten Folgerungen widerrufen, weil bei weiter ausgedehnten Untersuchungen so viel Abweichungen des thatsächlichen Verhaltens in der Entwicklungsweise des Trochlearis zu Tage traten,

dass es schließlich nicht gelang, ohne eine fundamentale und vergleichende Untersuchung die einzelnen sich widersprechenden Befunde in ihrer wirklichen Tragweite zu beurtheilen.

Bald nach dieser ersten Erwähnung ward ein Ganglion des Trochlearis durch HOFFMANN bei *Lacerta*-Embryonen beschrieben (Z. Anz. 12. Jahrg. 1889 pag. 338). Es fand sich in frühen Embryonalstudien in Zusammenhang mit dem Trochlearis — aus HOFFMANN's Beschreibung geht seine anfängliche Entwicklungsgeschichte freilich nicht hervor —, geht aber bald völlig zu Grunde[1].

Zwei Jahre später ward ein Trochlearis-Ganglion der Torpedines durch FRORIEP wieder aufgefunden und in ausführlicherer Weise beschrieben (Verh. d. Anat. Ges. 5. Vers. 1891). FRORIEP schildert mehrere Stadien der Entwicklung: zuerst die Anlage des »primären Trochlearis«, danach dessen Zerfall und die Herausbildung eines Ganglion aus demselben, welches bei Embryonen von 16 mm Länge in Faser-Zusammenhang mit dem eigentlichen Trochlearisstrange gefunden wird, bei Embryonen von 20 mm aber bereits wieder verschwunden sei — also Befunde, wie sie im ersten Theile dieser Studie vielfach genau beschrieben wurden.

FRORIEP scheint in diesem Aufsatz geneigt, die von jenem Ganglion ausgehenden Fasern als die Grundlage des Trochlearis anzusehen, denn er sagt (l. c. pag. 60): »Die Untersuchung dieser *Torpedo*-Embryonen drängt zu der Annahme, dass der Trochlearis durch Umwandlung oder Ausläuferbildung der Ganglienzellen an Ort und Stelle entsteht. Diese Annahme hat bei den vorliegenden Erfahrungen über das centrifugale Auswachsen der motorischen Nervenfasern beinahe etwas Monströses. Ich kann auch nicht den bestimmten Nachweis dafür erbringen. Aber wenn man die erwähnte Auflösung der Wurzelleiste in einzelne Zellgruppen, das Auftreten von feinen Protoplasmafäden an und zwischen diesen Zellgruppen, das plexusartige Zusammentreten dieser Fäden, das Schwinden der Zellen und die Consolidirung eines einheitlichen Trochlearis-Stämmchens in den Präparatenreihen verfolgt, so wird man wohl oder übel dazu gedrängt, den Entstehungsmodus des Trochlearis als einen ganz eigenartigen sich vorzustellen.«

[1] Ich habe bei Embryonen von *Lacerta muralis* dieses Ganglion wieder aufgefunden; es liegt dorsal neben dem Kleinhirn-Neuromer, besteht aus einem kleinen Klümpchen von Ganglienleistenzellen, offenbart aber, so weit ich sehen konnte, keine weitergehenden Differenzirungen. An Deutlichkeit ist es nicht entfernt mit den Ganglien bei Selachiern, zumal den Torpedines, zu vergleichen.

Ich habe diese Äußerungen Froriep's wörtlich wiedergegeben, weil sie durchaus den Auffassungen entsprechen, die sich auch mir wieder aufgedrängt hatten, nachdem ich nur, sozusagen, gelegentliche Beobachtungen über die Bildungs- und Entstehungsweise des Trochlearis bei *Torpedo* aufgestellt hatte, welche Froriep bekämpft (a. a. O. pag. 57), wonach trotz des Vorhandenseins der betreffenden Ganglien dieselben doch mit der eigentlichen Entstehung des Trochlearis nichts zu thun hatten (siehe Anat. Anz. 1890 pag. 61). Diese Angaben resultiren aus einer Anzahl ganz richtiger Beobachtungen über die Unabhängigkeit der Trochlearis-Strang-Bildung von den Ganglienresten, die gelegentlich neben ihm gefunden werden, ohne mit ihm in Faser-Verbindung zu treten: all diese Beobachtungen waren eben nicht vollständig genug, um ein abschließendes Urtheil zu bilden. So ist es nun auch Froriep und in noch höherem Grade auch mir gegangen, als wir in vielen Fällen deutliche Beziehungen von Fasersträngen dieser Ganglien mit dem Trochlearis auffanden und daraus auf eine centripetale Faserbildung des Trochlearis schlossen: die Zweideutigkeit dieses Befundes ward mir aber erst ganz klar, als es mir endlich glückte, neben umfassenden Feststellungen über die Ontogenese des Trochlearis bei beiden Torpedo-Arten, auch die Entstehung desselben bei den Squaliden in seinen Einzelheiten zu eruiren und die darüber existirenden Angaben Miss Platt's, Mitrophanow's und Neal's zu bestätigen und wesentlich zu erweitern. Erst bei den Squaliden ließ sich ganz klar stellen, dass der eigentliche, typische Trochlearis, was zuerst Kastschenko ausgesprochen hat, überall ein auswachsender Medullarrohr-Nerv ist, wie alle übrigen motorischen Nerven, seien sie nun Vorderhorn- oder Seitenhorn-Nerven, und dass seine Beziehungen zu Resten der Ganglienleiste bei *Torpedo*-Embryonen resp. zu aufsteigenden Zweigen (Kettenfasern) des Ophthalmicus minor bei Squaliden auf Andres deuten, als auf die Entstehung der leitenden motorischen Fasern des Trochlearis.

In der Ermittlung der Ursprungsverhältnisse des Trochlearis bei Squaliden verdanken wir die ersten Aufklärungen Miss Platt in ihrer »Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on *Acanthias*« (Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891). Dort zuerst nannte sie den von van Wijhe noch als Ramus dorsalis bezeichneten vorderen Theil der Trigeminusplatte den »primären Trochlearis« (l. c. pag. 92) und beschreibt die Entstehung desselben bei *Acanthias*-Embryonen. Miss Platt vergleicht diese Entstehung mit den von

mir früher beschriebenen Verhältnissen bei *Torpedo*-Embryonen, ist aber nicht völlig darüber ins Klare gekommen, wie weit die auch bei *Acanthias* vorhandenen Reste des »primären Trochlearis« den Ganglien bei *Torpedo* entsprechen, zumal da bei den Squaliden, also auch bei *Acanthias*, der Ophthalmicus minor eine wichtige Rolle in der Trochlearis-Entwicklung spielt, die bei Torpedo zugleich mit dem Ophthalm. minor wegfällt. Was Miss PLATT l. c. pag. 94 über diese Verhältnisse bei *Acanthias*, *Galeus*, *Scyllium* und *Pristiurus* sagt, ist nicht auf hinreichend großes Vergleichsmaterial gegründet und entbehrt desshalb der sonst in ihren Darstellungen gefundenen Anschaulichkeit. Die Abbildungen Taf. 4 Fig. 1—7 geben ein sehr schematisches Bild dessen, was Miss PLATT gesehen hat und was darauf deutet, dass bei *Acanthias* die Beziehungen des Trochlearis zum Ophthalm. minor im großen Ganzen dieselben sind, wie bei *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus*, wie sie ausführlich von mir dargestellt sind; desshalb weichen sie aber auch wesentlich ab von dem Entstehungsmodus bei *Torpedo*, dessen »primärer Trochlearis« in Gestalt der beiden Ganglien sich an dem Aufbau des definitiven Trochlearis betheiligt, wenn auch nur durch Lieferung des ihn bekleidenden Scheidenmaterials, während ein sensibles Nervengeflecht mit Ganglienzellen zwar gebildet wird, aber schon im Embryo wieder zu Grunde geht. Bei den Squaliden treten diese Ganglien zwar auch auf, gehen aber rasch zu Grunde, ohne Antheil am Aufbau des definitiven Trochlearis zu nehmen, der sein Scheidenzellen-Material vielmehr aus aufsteigenden Zweigen des Ophthalm. minor erhält, der wiederum bei *Torpedo* nicht gebildet wird. Dass dem so ist, geht z. B. aus den von *Galeus canis* auf Taf. 22 Fig. 10 abgebildeten Ganglienresten des »primären Trochlearis« hervor, die durchaus den bei *Torpedo* sich findenden Ganglien entsprechen, aber frühzeitig zu Grunde gehen, ohne ihr Zellmaterial an den Trochlearis abzugeben. Und so geschieht es auch bei vielen Embryonen der übrigen Squaliden, bei denen dann der Ophthalm. minor hervorwächst.

Miss PLATT beschreibt nun, dass, wenn der »primäre Trochlearis« sich bei *Acanthias* auflöst, eine Reihe von Zellen übrig bleiben, welche vom G. Gasseri aus nach vorn gerichtet sind, über die dorsalen Partien der Mandibularhöhle sich lagern und auch auf der dorsalen Seite des sich weiter differenzirenden M. obliquus superior gefunden werden. Dieselben sollen homolog dem Ophthalm. minor sein, wie VAN WIJHE ihn abbildet, sollen aber etwas anders entstehen als bei *Pristiurus* und *Scyllium*. »In *Galeus*, as in *Acanthias*,

this nerve does not arise, as is the case with *Scyllium* and *Pristiurus*, from the ganglion-root of the trigeminus, but in common with the ramus ophthalm. profundus from the anterior portion of the Gasseri ganglion« (pag. 94), so beschreibt Miss PLATT den Thatbestand und sagt dann, sie sei unsicher, ob diese Zellen, die den Ursprung der distalen Theile des Trochlearis bilden, sich mit denen vergleichen ließen, die von mir als die Grundlage des Trochlearis-Ganglion angesehen würden, und vielleicht mehr den bei *Acanthias* gleichfalls zu Grunde gehenden Resten des »primären Trochlearis« entsprächen.

Miss PLATT hat durch diese Bemerkungen bewiesen, dass sie sich des Unterschiedes in der Entstehung des Trochlearis bei *Torpedo* und den Squaliden bewusst, aber nicht sicher war, wie sie denselben zu erklären vermöchte.

Aber auch ihre Beobachtungen über die Entstehung des definitiven Trochlearis und seine Beziehungen zum Ophthalm. minor bereiten ihr beträchtliche und begreifliche Schwierigkeiten, die sie zu dem Ausspruche drängen (l. c. pag. 97): »in part, the trochlearis and the ramus ophthalmicus superficialis trigemini are simply parts of one and the same nerve, from which nerve a branch passes to the surface of the superior oblique muscle.« Dieser Ausspruch, der z. Th. sicherlich berechtigt ist, enthält aber wiederum die Schwierigkeit, ihn mit den Verhältnissen auszugleichen, die wir bei *Torpedo* vor uns haben, wo kein Ophthalm. minor besteht und auch im Embryo nicht angelegt wird, wo aber doch der Trochlearis genau wie bei den Squaliden den Obliquus superior innervirt. Wir werden diese Schwierigkeit zu lösen versuchen müssen.

Zwei Jahre später als Miss PLATT bespricht MITROPHANOW dieselben Probleme in seiner »Étude embryogénique sur les Sélaciens« (Arch. Z. Expér. [3] Tome 1 p. 172); er behandelt sie an *Raja*- und *Acanthias*-Embryonen. Was Miss PLATT den »primären Trochlearis« nennt, nennt MITROPHANOW »racine antérieure du groupe trijumeau« und spricht sich am Schluss seiner Darstellung folgendermaßen aus (l. c. pag. 179): »la racine antérieure subit un changement régressif; sa partie distale produit, en connexion avec la partie centrale du germe, le ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini; son bout proximal s'étant détâché de sa partie distale, reste quelque temps comme ganglion transitoire qui, selon FRORIEP, prend partie à la formation du nervus trochlearis, tandisque ce dernier se trouve peut-être en relation génétique avec le ramus ophthalmicus superficialis portio trigemini (S. PLATT).«

Durch diese Erklärung, welche sowohl den Entwicklungs-Modus der Torpedines als auch den der Squaliden acceptirt, sind freilich die Schwierigkeiten nicht gelöst, die sich daraus ergeben, dass die einen den Trochlearis aus Resten des primären Trochlearis, die andern aus aufsteigenden Zweigen des Ophthalmicus minor sich ergänzen lassen.

In seiner durch Schärfe der Beobachtung wie durch Vielseitigkeit der Betrachtungen gleich ausgezeichneten Arbeit »the segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*« (Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31 1898 p. 235 ff.) hat sich dann NEAL mit der Frage nach der morphologischen und histogenetischen Entwicklung des Trochlearis beschäftigt und die verschiedenen Fragen sehr eingehend erörtert.

Auf pag. 236 gibt NEAL eine Darstellung seiner eignen Beobachtungen, denen zufolge der Trochlearis bei Embryonen von 19 bis 20 mm Länge als ein kernloser fibrillenführender Strang zwischen seinem Encephalomer II und III entsteht und auf halber Entfernung zu seinem Endorgan, dem Obliquus superior, als ein auseinander fahrendes Bündel feinster Fasern mitten im Mesenchym gefunden wird. Von einem Ganglion oder einer Gruppe von Ganglienleistenzellen, die man etwa so nennen könnte, hat NEAL nichts gefunden; die letzten Spuren derselben — also des primären Trochlearis! — gehen schon bei Embryonen von 17 mm Länge verloren. Bei Embryonen von 21 mm Länge beginnen, nach NEAL, Wanderzellen des Ophthalm. minor sich an die nackten Trochlearisfasern anzulegen, bis derselbe vollkommen von Zellen und Nerven eingescheidet ist. Eine Anastomose der Trochlearisfasern mit denen des Ophthalm. minor stellt NEAL aber als sehr zweifelhaft hin. Allmählich vereinigen sich die anfänglich pinselförmig auseinanderfahrenden Trochlearisfasern zu einem Strange — was NEAL durch die Annahme zu erklären meint, dass die auseinanderlaufenden Fasern ihr Endorgan, den Obliquus superior, suchen.

Im Gegensatz zu Miss PLATT ist NEAL abgeneigt, in den als Zellketten aufsteigenden Zweigen des O. minor Anzeichen von morphologisch oder phylogenetisch bedeutsamen Vorgängen zu sehen: so lange er nur mit in Sublimat conservirten und mit Carmin oder Hämatoxylin gefärbten Präparaten arbeitete, habe er freilich mit FRORIEP an eine Differenzirung des Trochlearis aus mesenchymatösen Zellen in situ geglaubt, bessere Methoden hätten ihn aber gelehrt, diese Auffassung als werthlos anzusehen, weil jene Zellketten nur SCHWANN'sche Zellen für den Trochlearis lieferten.

Wie weit dies Argument die ihm von NEAL gegebene Tragweite wirklich besitzt, werden wir weiter unten noch zu erörtern haben: es erscheint doch nicht zufällig, dass grade die so weit vom Ursprung des Trochlearis entfernt liegenden Scheidenzellen des O. minor auch die Scheidenzellen des Trochlearis liefern, während der ebenso nah oder ebenso weit liegende Ophthalm. superficialis major niemals an dieser Lieferung sich betheiligt. Dass ferner bei *Acanthias* kein Rest der Ganglienleiste erhalten bleibt, um sich in dieser oder jener Weise an der Herstellung des Trochlearis zu betheiligen, mag richtig sein: ob es aber immer so gewesen sei, bleibt um so mehr zweifelhaft, als der Befund bei *Torpedo* beweist, dass genetische Beziehungen zwischen Trochlearis und diesen Ganglienresten noch heute, wenn auch nur vorübergehend bestehen, und diese Ganglien auch bei *Acanthias*, *Galeus* und den meisten Squaliden in ihrer charakteristischen Lagerung gefunden werden, aber früher zu Grunde gehen, als bei den Batoiden. Ob mithin Miss PLATT mit dem Herbeiziehen morphologisch-phylogenetischer Gesichtspunkte oder NEAL mit deren Abweisung im Rechte sei, werden wir gleichfalls noch näher zu erörtern haben.

Zu dieser Erörterung bedarf es aber des Hereinziehens eines weiteren Factors, den auch NEAL in ausführlicher Weise benutzt hat: der Frage nach der Natur und Bedeutung der Neuro- oder Encephalomeren.

NEAL hat eingehend und scharf die Frage beleuchtet, ob die Neuromerenbildung als ein morphologisch-phylogenetisches Ereignis anzusehen sei, oder ob sie nur auf mechanisch-structurelle Einflüsse der Lagerung und Differenzirung der einzelnen Abschnitte des Gehirns zurückzuführen sei. NEAL erklärt sich mit Entschiedenheit für die erstere Alternative, wie es denn auch jetzt wohl ziemlich allgemein geschieht. In umfassender Erörterung (l. c. pag. 240—275) sucht NEAL seine Auffassung darauf zu stützen, dass er die Neuromeren in ihrem Zusammenhang sowohl mit den peripherischen Nerven und Ganglien als auch den Mesomeren und Branchiomeren erörtert und mehrfache Tabellen gibt, welche diese Zusammenhänge anschaulich machen sollen.

Auf diesem principiellen Boden sind ihm Andre vorangegangen und werden wahrscheinlich alle weiteren Erörterungen des »Kopfproblems« nachfolgen; Differenzen werden aber im Einzelnen nicht ausbleiben — und hier, wo es sich um die Deutung des Trochlearis und seiner Beziehungen zu seinem Neuromer und seinem Meso-

mer handelt, werde ich desshalb auch auf die Frage der Neuromeren ausführlich einzugehen haben.

Als zum Gebiet der Trigeminusplatte gehörig, deren vorderster Ursprung durch das spätere Chiasma bezeichnet wird, habe ich in meiner voraufgehenden Darstellung auch dasjenige Neuromer betrachtet, welches erst nachträglich in den Wurzelbezirk des G. Gasseri einbezogen wird, aber auffallenderweise bei allen Vertebraten an der Wucherung der Ganglienleiste keinen Antheil nimmt. Diese allbekannte Erscheinung deutet NEAL dahin, der Ausfall der Ganglienleistenwucherung hänge wahrscheinlich zusammen mit einem Ausfall eines Visceralbogens. »Since, however, the disappearance of the splanchnic portion of this segment may have been due simply to a union with the corresponding portion of the anterior (mandibular) segment, it is also possible that the dorsal nerve has fused with the nerve of the anterior segment, the trigeminus. This conclusion seems indeed supported by the evidence that at least some of the fibres of the trigeminus roots have their nucleus in the lateral horn of this (7th) encephalomere« (l. c. pag. 256).

Wie weit NEAL hiemit im Recht sei, lasse ich einstweilen dahingestellt: nur so viel möchte ich sagen, dass ich principiell mit dieser Erklärung einverstanden bin. Eine spätere Erörterung derselben behalte ich mir vor.

Wird aber dieses Neuromer IV NEAL's mit in den Bezirk der Trigeminusplatte eingerechnet, so ergeben sich zunächst 2 Neuromeren, die von mir als Trigeminus-Neuromeren 1 und 2 bezeichnet werden, als dem Ganglion Gasseri zugehörig. Durch die ursprüngliche Ausdehnung der Trigeminusplatte bis zum Vorderende des späteren Kleinhirns, d. h. also bis zur hinteren Begrenzung des Mittelhirns, wird aber nach NEAL noch ein weiteres, sein Neuromer III, als Ursprungspartie dieses Theils der Ganglienleiste angesehen, und dieses Neuromer zeichnet sich vor den beiden andern durch bedeutendere Größe wesentlich aus. Aber es hat noch eine weitere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit: in einer späteren Differenzirung liefert es sehr wesentlich verschiedene Producte. Seine hintere Hälfte gleicht als Rautenlippe und Rautenohren (EDINGER) in seinem Bau im Wesentlichen den übrigen Neuromeren des Rautenhirns und schließt dasselbe nach vorn hin ab, während die vordere Hälfte eine ganz andre Entwicklung einschlägt und zum Kleinhirn wird. Grade an der Grenze zwischen diesen beiden so verschiedenartigen Gebilden beginnt die Hirnbeuge

schon in sehr frühen Stadien und bewirkt, dass die hintere Hälfte sich fast quer stellt — darum auch die Rautengrube nach vorn abschließt — die vordere aber durch die Knickung nahezu rechtwinklig zu der hinteren sich stellt. Wenn irgendwo, dürfte also hier von einer mechanisch bewirkten Zusammenpressung der Wandungen gesprochen werden, die vielleicht einen äußerlich wahrnehmbaren Ausdruck in dem Wegfall einer schärferen Abgrenzung der beiden Hälften dieses größten Neuromers findet, von denen ich, mit ZIMMERMANN, annehme, sie stellen zwei von Hause aus getrennte Neuromeren dar, deren jedes einzelne eine differente Entwicklung eingeschlagen habe.

Zur Unterstützung dieser Auffassung habe ich aber auf pag. 374 die Thatsache angeführt, dass bei *Raja*-Embryonen — auch bei *Acanthias* findet sie sich — eine leichte Einschnürung gefunden wird zwischen dem hinteren und vorderen Theil dieses langen Neuromers, eine Einschnürung, die sich auf Sagittalschnitten am besten constatiren lässt. Dass dieser Einschnürung keine innere Leiste entspricht, wie bei den andern Neuromeren, und noch weniger eine Kerbe, wie bei den *Torpedo*-Neuromeren, ist freilich nicht zu leugnen; darum fehlt auch ein essentieller Theil des Beweises für die Doppelnatur dieses Neuromers: aber, wie gesagt, suche ich in der durch die Hirnbeuge hervorgebrachten Zusammenpressung beider Abschnitte einen Grund für das Nichtauftreten dieser Leiste, durch welche die Zellmassen in andrer Weise geordnet sein könnten, als sie es bei den übrigen Neuromeren sind.

Diesem langen, von mir als aus zweien verschmolzen angesehenen Neuromer entspricht nun auch der lange vordere Theil der Trigeminusplatte, den wir mit Miss PLATT den primären Trochlearis genannt haben. Dass es sich bei ihm nicht um einen Auswuchs des G. Gasseri handelt, auch nicht um einen sog. Ramus dorsalis, wird jeder Leser dieser Studie ohne Weiteres begriffen haben: vielmehr ist der primäre Trochlearis nur ein Rest der gesammten Ganglienleiste, die von den Neuromeren des Rauten- und Kleinhirns geliefert ward. Durch diesen Umstand aber ist man nicht nur berechtigt, sondern ich möchte sagen, a priori verpflichtet, danach zu suchen, was aus dem diesem vorderen Theil der Trigeminusplatte zukommenden Ganglienmaterial geworden ist. Hat ursprünglich jedes Neuromer sein Ganglion und seine Seiten- und Vorderhirn-Nerven gehabt — und das nehmen wir als grundlegende Hypothese zunächst ohne Weiteres an —, so muss auch das große

Neuromer III (Neal) sein Ganglion besessen haben: und wenn meine Interpretation zu Recht besteht, nach welcher dieses große Neuromer durch Verschmelzung zweier kleinerer Neuromeren (die immer noch ebenso groß oder größer als die übrigen Rautenhirn-Neuromeren auftreten) zu Stande kommt, so müssen die Spuren zweier Ganglien aufgesucht werden, welche einst zu diesen Neuromeren gehört haben.

Wer nun den Darstellungen gefolgt ist, die ich von der Entwicklung der Trigeminusplatte besonders bei den Torpedines gegeben habe, und wer die Abbildungen auf Taf. 12 u. 13 unbefangen mustert, dem wird es nicht schwer fallen, in dem häufigen Auftreten der beiden von mir als Ganglienleistenklümpchen beschriebenen und später als Trochlearis-Ganglien bezeichneten Gebilden die letzten Reste dieser Ganglien zu erkennen, die einstmals wahrscheinlich dauernd bestanden haben und erst durch ausgedehnte Umwandlungen, die der ganze Vorderkopf erlitten hat, auf den Aussterbeetat geriethen. Wir wissen, besonders durch Froriep's Veröffentlichungen (»Über Anlagen von Sinnesorganen etc.« in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1885), dass im Bereich des Hypoglossus der Säugethiere rudimentäre Ganglien in den verschiedensten Stadien der Ausbildung ein factisches, regelmäßiges Vorkommen sind, und ich habe diese Angaben für Selachier wesentlich erweitert (»Bemerk. üb. d. neuest. Versuch e. Lösung d. Kopfproblems« in: Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890 pag. 82ff.). Nach diesen Untersuchungen findet man unter diesen vordersten Spinalganglien z. Th. noch solche, welche mit Wurzeln und peripherischen Fasern ausgestattet sind; diese Fasern aber sind an Zahl gegenüber den übrigen Spinalganglien sehr reducirt; andre aber haben keine Wurzeln mehr, sondern bilden bloße Zellhaufen. Es würde vielleicht nicht schwer sein, auch solche Stadien aufzufinden, in denen die Faserbildung noch begonnen wird, aber nicht zur Vollendung gelangt. Dass auch Ungleichheit der Ausbildung dieser rudimentären Hypoglossus-Ganglien auf den beiden Seiten desselben Embryo vorkommt, wie sie bei den Trochlearis-Ganglien fast Regel ist, habe ich l. c. Anm. ausdrücklich constatirt — wir haben also ein vollwichtiges Analogon in der spino-occipitalen Körper-Region für die Vorgänge, welche hier für die Neuromeren des Rautenhirns resp. für die Trigeminusplatte als Erklärung ihrer rudimentären Zustände resp. ihres völligen Verschwindens in Anspruch genommen werden.

Man würde nun auch schwerlich wesentliche Zweifel an einer

solchen Bedeutung der ganglienartigen Reste des primären Trochlearis haben, lägen sie »in Reih und Glied«, wie die rudimentären spino-occipitalen Ganglien. Aber die Trochlearis-Ganglien liegen in einer topographisch so verschiedenen Situation, dass es offenbar schwer fällt, sie sich als ursprünglich in Reih und Glied gelegen vorzustellen, wie ihre spino-occipitalen Collegen. Und dennoch ist, meiner Auffassung nach, dies das Richtige, und nur die sehr beträchtlichen Verschiebungen der Organe des Vorderkopfes, die ebenso beträchtlichen Ausschaltungen typischer Organe und die damit Hand in Hand gehenden Umbildungen andrer, haben die ursprüngliche seriale Gleichförmigkeit so gründlich verschoben, dass man große Mühe hat, sie sich doch vorzustellen.

Als Hauptfactor dieser Verschiebungen und Veränderungen muss wieder von vornherein die Hirn- und Kopfbeuge bezeichnet werden.

Wenn man sich die Entwicklung eines Selachier-Embryos, oder überhaupt eines Vertebraten-Embryos ohne den frühzeitig eintretenden Process der Hirnbeuge vorstellt, so würden die Neuromeren des Rautenhirns, des Kleinhirns, des Mittel-, Zwischen- und Vorderhirns in einer gestreckten Linie liegen, neben dem Vorderhirn würden sich die Augenblasen nach außen vorstülpen, die Chorda würde wahrscheinlich ebensoweit in grader Linie nach vorn reichen, und neben ihr würden Myotome und viscerale Seitenplatten sich vorfinden, auch würde das Ectoderm weiter nach vorn reichen.

Lässt man von einem so gestreckten Neuralrohr die Ganglienleiste sich entwickeln, so würden ihre Elemente zunächst gleichfalls in gestreckter Linie sich lagern, und es würde die Knickung der Trigeminusplatte, welche den primären Trochlearis wie einen Auswuchs dieser Platte erscheinen lässt, dann schwerlich in der jetzt erfolgenden Weise stattfinden; vielmehr würde der ursprüngliche obere Rand der Trigeminusplatte von der Spitze des Kleinhirn-Neuromers sich weiter nach vorn fortsetzen und das Ganglienleisten-Material des Mittelhirns, aus welchem das G. mesocephalicum entsteht, als eine vor der Trigeminusplatte sich lagernde Mittelhirnplatte finden. Dadurch aber würden die Producte des vorderen Theils der Trigeminusplatte, also die in dieser Studie so ausführlich beschriebenen Trochlearis-Ganglien, sich zwischen das G. Gasseri, das Product der beiden Trigeminus-Neuromeren des Rautenhirns, und das G. mesocephalicum, das Ganglienleistenproduct des oder der Mittelhirn-Neuromeren, einschieben, und wir hätten eine ähnliche seriale Aufeinanderfolge der Ganglien des Vorderkopfes, wie wir

sie, wie vorhin erwähnt, am spino-occipitalen Theil des Rückenmarks bei den Embryonen der Selachier noch vorfinden, die aber bei den Erwachsenen schon verschwunden ist.

Die Hirn- und Kopfbeuge haben aller Wahrscheinlichkeit nach diese seriale Regelmäßigkeit gründlich gestört und es dahin gebracht, dass der gestreckte Winkel, den — nach der hier ausgesprochenen Hypothese — das Rautenhirn mit Zwischen- und Vorderhirn ursprünglich bildete, im Embryo bald ein stumpfer, dann ein rechter und später ein spitzer Winkel ward, der schließlich beinahe auf 0° heruntersinkt, wenn der Process der Hirnbeuge vollendet ist. Diese außerordentliche Verlagerung und Umrollung der vorderen Hirn- und Kopfabschnitte gegenüber den hinteren musste nun auch ihre Wirkung auf alle übrigen Organe des Vorderkopfes haben und dieselben außerordentlich durch einander schieben und zusammenpressen, und so sehen wir schon in den jüngsten Embryonen die stärksten Umgestaltungen aller Organ-Anlagen — vgl. die 23. und 24. Studie! — und natürlich auch der Ganglienleisten-Producte. Lassen wir einstweilen, um die Auseinandersetzung nicht allzu sehr zu compliciren, außer Betracht, welche Abschnitte der letzteren überhaupt unterdrückt werden, darüber werden wir in einer spätern Studie sprechen; an der Hand der beobachtbaren Veränderungen der Trigeminusplatte und der Mittelhirn-Producte können wir erkennen, dass, wie zwei Schenkel eines sich stets verkleinernden Winkels sich schließlich einander mehr und mehr nähern, so allmählich die hinteren Theile der ersteren mit den letzteren in immer nähere räumliche Beziehung gerathen, wobei denn eben die vorderen Theile der Trigeminusplatte als der Scheitelpunkt dieses Winkels nach oben hinausgedrängt werden zur Bildung desjenigen Abschnittes, den Miss Platt primären Trochlearis nannte. Und wenn wir nun beobachten können, wie aus diesem ursprünglich zwischen dem hinteren Theil der Trigeminusplatte, dem späteren G. Gasseri, und dem G. mesocephalicum gelegenen Abschnitt der Ganglienleiste bei vielen Embryonen — und nicht allein bei den Torpedines — rudimentäre, ganglienartige Bildungen hervorgehen, welche sogar bei den Torpedines oft genug noch deutliche Ansätze zu Ganglienzell- und sensibler Faserbildung machen, so dürfen wir daraus auf ein Vorfahrenstadium der Selachier schließen, in dem diese ganglienartigen Bildungen ausgebildete und active Ganglien waren und dann in ihrer serialen Einordnung in einer Linie zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum auftraten.

Betrachtet man in dieser Weise den Befund, welchen besonders die Embryonen von *Torpedo marmorata* liefern, so gewinnt die von FRORIEP, Miss PLATT, HOFFMANN und mir festgehaltene morphologisch-phylogenetische Auffassung der Betheiligung besonderer Ganglien an der Herstellung des Trochlearis einen nachdrücklichen Hintergrund und verpflichtet dazu, auch die weiteren Consequenzen zu ziehen, die aus solcher Auffassung für die Gesammtgeschichte des Vorderkopfes resultiren, zunächst wenigstens desjenigen Abschnittes, welcher zum Bereich der Trigeminusplatte gehört.

Wenn diese Trochlearisganglien einmal als normale Ganglien fungirt haben, so müssen auch die von ihnen ausgehenden sensiblen Nerven ihren eignen Verbreitungsbezirk gehabt haben. Wohin konnten die peripherischen und die Wurzelfasern derselben gegangen sein? Nach Analogie der hinteren Kopfnerven, also des eigentlichen Trigeminus, des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus (soweit dieselben nicht auch wieder besondere Umwandlungen durchgemacht haben), würde es sich sowohl um sensible als auch um sog. sensorische Fasern gehandelt haben, d. h. solche, welche zu dem System der Seitenlinie resp. der Schleimcanäle gehörten. Ich habe oben pag. 255 bei Darstellung der Verhältnisse der O. minor-Entwicklung bei *Mustelus laevis* auseinandergesetzt, wie der Anfang derselben darauf zu deuten scheint, dass auch hier in der That sensorische Beziehungen angebahnt werden sollen, und habe auf den 14 mm langen Embryo eines *Scyllium canicula* (Taf. 22 Fig. 8) hingewiesen, der als Monstrosität factisch zwei Nerven producirt hat, welche das G. Gasseri mit zwei Seitenorgan-Anlagen verbinden, bei gleichzeitiger Abwesenheit eines normalen Ophthalm. superficialis major. Wenn also jetzt normaler Weise solche sensorischen Äste des G. Gasseri nur im Bereich des R. mandibularis, aber nicht mehr für den Ophthalm. minor existiren, so ist es nicht ausgeschlossen, dass sie ehemals existirten. Und dasselbe lässt sich von den allmählich völlig verdrängten Ganglien des Trochlearis annehmen auch sie mögen sensorische Fasern besessen haben, die aber nicht mehr existiren, und es bleibt nur übrig, anzunehmen, dass sie überflüssig wurden, als andre Nerven derselben Kategorie von vor oder hinter ihnen liegenden Metameren sie aus ihren Beziehungen zu den ihnen ursprünglich zugehörigen Endorganen verdrängten und so aus metamerisch aufeinanderfolgenden, selbständigen Sinnesorganen vielmehr Sinnesorgan-Ketten bildeten, welche durch Collectoren

innervirt wurden, wodurch eine Concentration dieser Organsphäre herbeigeführt und eine wesentliche Steigerung dieser Apparate und der durch ihn besorgten Function bewirkt wird. Dass dies keine in der Luft schwebende Vermuthung ist, wird erhärtet durch die beobachtbaren Verhältnisse des G. mesocephalicum, von welchem eine Zellwucherung an das benachbarte und eingestülpte Ectoderm geht, als sollte von hier aus ein besonderer sensorischer Nerv, ebenso wie vom Ganglion geniculi der R. ophthalmicus major, einen eigenen Schleimcanal innerviren. Wie wir aber besonders in der Darstellung der Verhältnisse von *Mustelus* gesehen haben (Genaueres über diese Verhältnisse wird die Arbeit Dr. Gast's über den Oculomotorius bringen), wird dieser Process zeitig unterbrochen, der Schleimcanal kommt nicht mehr zu Stande, der für ihn angelegte Vorrath von Ganglienleistenzellen löst sich sowohl vom G. mesocephalicum wie von dem bereits differenzirten Ectoderm ab und theilt sich in mehrere kleine Klümpchen, die als Placoden in der Nachbarschaft des späteren Trochlearis resp. des Obliquus superior fast mit Regelmäßigkeit gefunden werden. Wenn somit die hinter den Trochlearis-Ganglien folgenden Ganglien Gasseri, geniculi etc. und das ihm vorauf gehende G. mesocephalicum sensorische Zweige entwickeln, der des letzteren aber schon in der embryonalen Anlage sich wieder auflöst, so ist der Analogieschluss gewiss nicht unberechtigt, dass auch die Trochlearis-Ganglien einstmals solche sensorischen Zweige besaßen, die sie aber, wahrscheinlich zum Besten des R. ophthalm. superficialis major, einbüßten. Ebenso mag es ihren rein sensiblen Nerven gegangen sein, und dann natürlich auch den zugehörigen Wurzelfasern, welche in die beiden Neuromere, d. h. das Kleinhirn- und das zweite Trochlearis-Neuromer einstens wahrscheinlich einliefen.

Was dann die motorischen Nerven dieser beiden Neuromeren anlangt, so gelangen wir mit ihrer Discussion zu der bereits seit Jahrzehnten acut gewordenen Frage nach der morphologischen Bedeutung des eigentlichen Trochlearis. Die Erörterung derselben nimmt aber nach den voraufgehenden Darlegungen ein wesentlich andres Gesicht an, als bisher. Handelt es sich nämlich hauptsächlich darum, zu bestimmen, ob der Trochlearis ein Vorderhorn- oder ein Seitenhorn-Nerv sei, so gewinnt der Umstand, dass bei *Torpedo*-Embryonen rudimentäre centripetale Ganglienfasern sich den proximalen Trochlearisfasern beimischen (vergl. besonders Taf. 17 Fig. 5—7), ganz besonderes Gewicht für die Entscheidung zu Gunsten

der Natur des letzteren als Seitenhornnerv. Wir wissen, dass motorische Seitenhornfasern durch die dorsalen Nervenwurzeln an die Visceralmuskulatur laufen und dabei die Kopfganglien durchziehen, deren Wurzelstränge also absteigende motorische und aufsteigende, centripetale sensible Fasern enthalten. Ginge das Ganglion Gasseri als solches zu Grunde, und bildeten seine Ganglienzellen nur noch gelegentlich rudimentäre Fasern bei Embryonen von 20—21 mm Länge, bliebe aber der N. maxillaris inferior in Function, sei es auch nur für einen kleinen Theil der Muskulatur, die er heute versorgt, so würde ein solcher Zustand genau dem entsprechen, was wir bei einigen Embryonen von *Torpedo marmorata* gefunden haben. Und desshalb finde ich, dass der Befund bei *Torpedo* dazu ermächtigt, den Trochlearis als einen Seitenhorn-Nerven zu deuten.

Dieser Auffassung und ihrer Begründung steht gegenüber, was Neal l. c. pag. 236 erklärt, und was ich für wichtig genug halte, um es wörtlich zu citiren.

›The following evidence leads me to conclude, that the mode of development of the trochlearis is the same as that of the oculomotorius and abducens, and that therefore it must be regarded, like them, as a ventral (medullary) nerve. I first find the trochlearis in sections of embryos of 19—20 mm. as a fibrillar nerve bundle extending from the dorsal constriction between encephalomeres II and III. Two roots are already present at this stage, but neither in these, nor in the nerve bundle as far as its fibres may be traced in the mesenchymatous tissue at the sides of the brain, are nuclei to be found. While proximally the nerve fibres are united in a compact bundle, they distally separate so as to form a loose brush of structureless fibres, which are lost in the mesenchym at a considerable distance dorsal to the muscle obliquus superior. While I am able to offer no direct evidence in favor of the view that the fibres of the trochlearis, as above described, are processes from neuroblast cells in the ventral horn of encephalomere III, I hold that they are such, since their well-known later histological relations support this conclusion. Dorso-ventral fibres in this region of the neural tube may indeed be traced in embryos of this stage, but their connection with the fibres of the trochlearis is not clear to me. The dorsal chiasma of fibres is present. Of a ganglion or of any grouping of cells which might receive the name of ganglion, there is no evidence at this or later stages. The last traces of

scattered groups of neural-crest cells, found in some (not all) embryos of earlier stages (17 mm.), have been lost.

In embryos of 21 mm some of the distal fibrils of the nerv appear to have united with migratory cells from the r. ophth. sup. trigemini, a process in my opinion comparable with that which takes place in the distal growth of the oculomotorius. At least, in embryos of 21 or 22 mm. the distal portion shows nuclei in relation with the nerve fibres, whereas proximally no nuclei are seen. In still later stages the nerve has a distinctly cellular appearance throughout its length. The nuclei are, however, seen in thin sections to be peripheral in relation to the nerve fibres as in the oculomotorius. The evidence of anastomosis of the fibres of the trochlearis and the r. ophth. sup. trigemini I consider very doubtful. During development the loose brush of fibres at the distal termination of the trochlearis becomes united into a compact nerve stem. It has therefore seemed to me, that the primary widely spread brush of nerve fibres may be explained on the ground of advantage gained in seeking the terminal organ, the m. obliquus superior.

The phenomena observed by me during the development of the Trochlearis are seen to correspond very closely with those observed by Miss Platt. To her, as to me, the trochlearis first appears as a fibrillar process from the dorsal wall of the brain. But while she interprets the evidence of cellular growth toward the advancing end of the nerve as of morphological or phylogenetic significance, I am unwilling to give it such interpretation, since I find that these nuclei have nothing to do with the nerve proper. In my opinion it is probable that they become converted into the nuclei of Schwann's sheath, an opinion which seems confirmed by their peripheral position in relation to the nerve fibres. When the only sections I possessed were of embryos killed with corrosive sublimate acetic and stained with carmine or hæmatoxylin, the evidence seemed to me confirmatory of the view of Froriep, viz. that the trochlearis is differentiated from mesenchymatous cells *in situ*. But better methods of preparation have tought me to distrust that evidence, and the results appeared to me too distinctly contradictory to the later histological structure of the trochlearis to be worthy of trust, or even of serious consideration.«

Wie man sieht, hat Neal seine Auffassungen im Wesentlichen auf den Befund bei *Acanthias* gegründet, und das bringt mich nun zur



Erörterung der Differenzen, welche in der Entstehung des Trochlearis bei Squaliden und *Torpedo* bestehen.

Nicht bloß für *Acanthias*, auch für die übrigen Squaliden, soweit ich sie untersucht habe, incl. *Heptanchus*, ist es richtig, dass kein Trochlearis-Ganglion in directem Zusammenhange mit dem definitiven Trochlearis-Strange gefunden wird. Nur bei zwei Embryonen von *Scyllium canicula* habe ich Anomalien angetroffen, die event. darauf deuten konnten, dass auch für Squaliden die Reste des primären Trochlearis einstmals ihre Aufgabe zu erfüllen hatten. Und ebenso wie bei *Acanthias* besteht auch bei *Mustelus*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus* und *Heptanchus* ein Zusammenhang zwischen Trochlearis und Ram. ophthalmicus sup. trigemini seu minor, in dessen Deutung Miss PLATT und NEAL verschiedene Wege eingeschlagen. Bei allen Squaliden aber werden gelegentlich die beiden, aus dem primären Trochlearis resultirenden rudimentären Ganglien gefunden, deren Bedeutung oben auf Grund des Befundes bei *Torpedo* festzustellen gesucht ward.

Nun scheint eine besondere Coincidenz darin zu liegen, dass bei *Torpedo*, wo die Ganglien eine größere Rolle spielen, kein R. ophthalm. minor zur Ausbildung gelangt, während bei den Squaliden umgekehrt mit der Bildung des Ophthalm. minor und seiner aufsteigenden Zellketten ein früherer Verfall der Ganglien zusammentrifft. Mit dem Wegfall des ganzen Ophthalm. minor fallen aber auch die Zellketten weg, welche als aufsteigende Zweige von diesen Nerven an die im Mesenchym sich ausbreitenden nackten Trochlearisfasern gelangen, um ihnen die Ausrüstung mit Scheidenzellen zu liefern, und die SCHWANN'schen Zellen müssen aus andrer Quelle bezogen werden. NEAL legt nach seinen Äußerungen diesem Zusammenhange des Ophthalm. minor mit dem Trochlearis keinerlei morphologisch-phylogenetische Bedeutung bei, weil in den aufsteigenden Zellketten keine Fasern zu finden seien. Ob er aber mit dieser Auffassung durchaus Recht hat[1], will mir doch noch zweifel-

[1] Vielleicht ist es nicht unangebracht, an dieser Stelle eines Verhältnisses zu gedenken, das schon vielfach Unsicherheit und Widersprüche bei der Darstellung der Beziehungen des Trochlearis zu einem Zweige des Ophthalmicus des Menschen veranlasste. In seinem Handbuch d. systemat. Anatomie des Menschen III. 2. Abth. pag. 354 erwähnt HENLE vom R. recurrens ophthalmici: »er läuft in der Regel eine kürzere oder längere Strecke in der Scheide des N. trochlearis, ohne mit ihm zu anastomosiren, und spaltet sich, nach der Trennung von ihm, in mehrere sehr feine Fäden, die im Tentorium zu den Sinus tentorii, petrosus sup. und transversus verlaufen und in

haft erscheinen, denn selbst, wenn es als sicher gelten könnte, dass diese Zellketten nie Fasern enthielten, so bliebe doch noch fraglich, ob sie auch in früheren genealogischen Perioden ebenso enthaltsam gewesen seien — und es bleibt unter allen Umständen auffallend, dass immer nur Zellketten aus dem Vorrath des Ophthalm. minor, niemals aber z. B. aus dem dicht daneben liegenden Ophthalm. major zur Scheidenbildung des Trochlearis gebraucht werden. Daraus scheint doch gefolgert werden zu dürfen, dass ein Zusammenhang zwischen O. minor und trochlearis wenigstens so weit bestünde, als die Scheidenzellen des Einen immer aus dem Zellmaterial des Andern herstammen. Fragt man nun, woher denn die Scheidenzellen des O. minor in letzter Instanz stammen, so lautet die Antwort: aus dem Zellverbande des G. Gasseri! Woher aber stammt das G. Gasseri? Aus der Trigeminusplatte. Erinnert man sich nun, wie bei *Mustelus* und bei *Scyllium*, ja auch bei *Heptanchus* der Bildung des eigentlichen O. minor-Stammes ein Netzwerk von Zellen vorangeht, das sich in ungleicher Ausdehnung von der äußersten oberen Spitze des Ganglions in den späteren Sattelraum sowohl, wie über den dorsalen Rand der Mandibularhöhle und ihres speciellen Productes, des Obliquus superior, ausdehnt und dabei in nächster Nachbarschaft mit den Resten des primären Trochlearis auf der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum

---

deren Wandung endigen.« Ein solches mehr oder weniger constantes Zusammentreffen eines Zweiges des Ophthalmicus mit dem Stamme des Trochlearis bei dem Menschen lässt den Zusammenhang beider Nerven doch auch bei den Selachiern in noch interessanterem Lichte erscheinen und erweckt den Verdacht, dass die aufsteigenden Kettenfasern des Ophthalmicus nicht ausschließlich dazu bestimmt seien, die Scheidenkerne für den Trochlearis zu liefern. Es lässt sich sehr wohl vermuthen, dass diese Fasern auch gelegentlich Fibrillen producirten oder leiteten, und dass diese, ohne mit den Fibrillen des eigentlichen Trochlearis zu verschmelzen, doch eine Zeitlang mit ihnen in derselben Scheide verliefen, um nachher ihre eigenen Verbreitungsgebiete aufzusuchen, ähnlich wie der oben erwähnte R. recurrens oder die von CURIE beschriebene (HENLE l. c. pag. 355) Verbindung des N. lacrymalis mit der Scheide des Trochlearis.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass es Dr. GAST gelungen ist, bei zwei Embryonen von *Lacerta muralis* unzweifelhafte Verbindungen eines fibrillen-führenden Zweiges des Ophthalmicus mit dem Trochlearis aufzufinden. Dieser Zweig geht noch dazu direct von dem G. Gasseri ab und verbindet sich mit dem Trochlearis, noch ehe derselbe in den Orbitalknorpel sich begibt, also innerhalb der späteren Schädelhöhle. Da es aber nur zwei Embryonen unter mehreren Dutzenden sind, die diese Verbindung aufweisen, so ist man wohl berechtigt, diese Beziehungen als variirend anzusehen, womit sich denn auch wohl die vielen Widersprüche der Autoren erklären.

gefunden wird, so scheint der Zusammenhang des Trochlearis mit den zelligen Elementen des O. minor doch sehr bestimmte morphologische Beziehungen zu besitzen, aus denen wohl phylogenetische Ereignisse erschlossen werden könnten.

Versuchen wir, diesen Schwierigkeiten durch eine Hypothese zu begegnen, welche um so weniger Bedenken finden dürfte, als sie bei dem Streit der Meinungen bereits häufig geäußert ist und dem Aut-Aut entspricht, das überhaupt bei Erörterung der morphologischen Bedeutung des Trochlearis in Frage kommen kann. Dass der Trochlearis ein motorischer Nerv sei, steht ein für alle Mal fest; zweifelhaft ist nur geblieben, ob er ein ventraler Vorderhorn-Nerv oder ein visceraler Seitenhorn-Nerv sei. NEAL sieht in dem Nachweis, dass der Trochlearis bei Squaliden als nackter, fibrillärer, kernloser Faserstrang entsteht, dem sich erst nachträglich Wanderzellen vom Ophth. minor anlegen, den Beweis, es handle sich um einen ventralen Nerv, den er mit Abducens und Oculomotorius auf eine Linie stellt. Aber NEAL fragt nicht, ob motorische Seitenhornnerven nicht gleichfalls als fibrilläre Faserstränge entstehen und, statt durch Mesenchym durchzuwachsen, vielmehr durch Ganglienleistenmaterial hindurchwachsen, aus dem ihnen unmittelbar das Material der Scheidenzellen geliefert wird, ohne erst durch Wanderzellen von irgend einer räumlich entfernten Stelle zum Nerven herangebracht zu werden.

Ich habe bereits in der 19. Studie auf pag. 103—109 und 119—121 Beobachtungen und Betrachtungen über Entstehung und Bildung der Seitenhornfasern des Trigeminus- und Vagus-Complexes mitgetheilt, dabei aber nicht feststellen können, ob diese Fasern beim Austritt aus dem Medullarrohr durch die Ganglienleistenplatte hindurchwachsen oder ob sie aus derselben Zellmaterial angliedern, mit andern Worten, ob sie nach der Auswachstheorie sich entwickeln oder nach der Zellkettenhypothese. In der 20. Studie hatte ich dann meine Anschauungen über die verschiedenen Auffassungen der Nervenfaser-Entstehung zusammengefasst als Antwort auf einen gegen BEARD und mich gerichteten Angriff KÖLLIKER's. Seitdem ist diese Frage mehr und mehr in den Mittelpunkt der schwebenden Streitfragen getreten, und der Kampf um das Neuron ist auf das Heftigste entbrannt. Es ist desshalb gewiss nicht unwichtig, dass es bei der Behandlung des Trochlearis als Problem morphologisch-phylogenetischer Natur zugleich auch gelingt, das histogenetische Problem der Nervenfaser-Bildung der Entscheidung näher zu bringen,

die schwerlich an einem andern Nerven so klar und bestimmt hätte gewonnen werden können. Und dazu führt der doppelte Entstehungsmodus, den wir einerseits bei *Torpedo*-Embryonen, andrerseits bei Squaliden beobachten können.

Legen wir nämlich der Entstehung des Trochlearis die Auffassung zu Grunde, dass es sich bei ihm um einen Seitenhornnerv handelt, so lehrt uns der Vorgang seiner Bildung bei Squaliden, dass diese Seitenhornfasern sich frei und unabhängig von allen Kernen und Zellen bis zu ihrem Endorgan, dem Obliquus superior, als Auswüchse medullarer Zellen entwickeln, dass mithin bei Squaliden keine Kettenfaserbildung als Vorstadium einer leitenden, fibrillenführenden Faser vorhanden ist. Sehen wir dagegen die Entwicklung des Trochlearis bei *Torpedo*-Embryonen, so bleibt es zweifelhaft, ob die Ganglien-Reste der Trigeminusplatte in Gestalt der von mir Trochlearisganglion genannten Bildungen, deren Zellmaterial häufig bis auf das Dach des Kleinhirns hinauf erhalten bleibt, nicht auch das Material zur Bildung der Trochlearisfasern hergeben.

Da aber schwerlich angenommen werden kann, dass derselbe Nerv bei dem einen Selachier in fundamental verschiedener Weise von der des andern entsteht, so dürfen wir kaum zweifeln, dass auch bei *Torpedo* die leitenden Trochlearisfasern aus dem Neuralrohr auswachsen und sofort bei ihrem Erscheinen mit Zellen der Ganglienreste in Verbindung treten, so dass nackte Fasern im Mesenchym überhaupt nicht gefunden werden. Dann aber können wir auch weiter schließen, dass die Seitenhornfasern des Trigeminus- und Vagus-Complexes, die man niemals außerhalb des Verbandes der Ganglienleisten-Zellmassen antrifft, innerhalb derselben als Ausläufer von Medullarzellen weiter wachsen und von den Ganglienleistenzellen nur ihr scheiden-bildendes Material erhalten.

Es läge somit in der Bildungsweise der Nervenfasern des Trochlearis kein Grund, ihn eher für einen ventralen Vorderhorn-Nerven als für einen visceralen Seitenhorn-Nerven zu halten. Stellen wir uns dann aber vor, dass dem jetzigen Stadium der Trochlearisbildung, wie wir es bei den Squaliden finden, ursprünglich ein Stadium vorangegangen sei, wie wir es bei der Trigeminus- und Vagusgruppe finden, nämlich eine unverminderte Ganglienleistenbildung mit sensiblen Ganglien und Nerven, deren letzte Reste noch bei *Torpedo* in frühen embryonalen Stadien recapitulirt werden, so würden wir uns nicht wundern, wenn den sensibeln sowohl wie den motorischen Nerven dieser ehemaligen vollwerthigen Trochlearis-

gruppe die SCHWANN'schen Kerne aus demselben Material geliefert würden. Diese vordersten Partien der Trigeminusplatte liefern aber auf der einen Seite dem motorischen Trochlearis, auf der andern dem sensiblen Ophth. minor seine Kerne; wenn also auch jetzt, bei den stark veränderten und reducirten Verhältnissen der Trigeminusplatte, diese beiden Nerven nicht mehr durch eine gemeinsame Platte verbunden erscheinen, so bleiben doch ihre Producte in bestimmten Beziehungen zu einander und stellen die motorischen und sensiblen Attribute des- oder derselben Neuromeren dar, denen sie von Anfang an zugehört hatten.

Und so ließe sich aus morphologisch-phylogenetischen Zusammenhängen erklären, dass die nackten motorischen Fasern des Trochlearis ihre Kern- und Scheidenbesatzzellen vom Ophth. minor beziehen und nicht etwa von dem dicht daneben verlaufenden Ophth. major, dessen Ganglienleisten-Material von dem weiter zurückliegenden Facialis-Neuromer abstammt. Wenn aber bei *Torpedo* ein Ophth. minor nicht gebildet wird, und der Bedarf von Scheidenzellen für den Trochlearis direct von den Resten der Trochlearisganglien, d. h. also der Ganglienleiste selbst geliefert wird, so kann das schwerlich als ein abgeleiteter Process, vielmehr als ein Rest des ursprünglichen Modus angesehen werden, und man darf vermuthen, dass er ursprünglich auch für die Squaliden galt, deren primärer Trochlearis bei den Embryonen rascher zu Grunde geht als bei *Torpedo*. Sicherlich aber hat bei beiden einstmals eine gemeinsame Platte den primären Trochlearis mit dem G. Gasseri verbunden, so dass eine Trennung in so weit auseinander liegende Theile, wie sie jetzt bei dem proximalen Trochlearis und dem O. minor stattfindet, nicht bestand, die SCHWANN-schen Zellen also promiscue von den verschiedenen Abschnitten dieser verbindenden Platte herrühren konnten. Vielleicht ist das Maschen- oder Netzwerk, mittelst dessen der O. minor entsteht, das letzte Anzeichen einer solchen Plattenbildung: und vielleicht ist die Anomalie, welche auf Taf. 20 Fig. 8 von einem Embryo von *Scyllium canicula* dargestellt ist, ein Rückschlag in solche Zustände — ebenso wie die von *Torpedo ocellata* erwähnten Ansätze einer Ophth. minor-Bildung (siehe oben pag. 226) auf solche ursprünglichen Zusammenhänge zu deuten wären.

Man würde dann auf einen relativ ursprünglichen Zustand gerathen, bei dem die beiden Trochlearis-Neuromeren je ein Ganglion mit sensiblen Fasern besäßen, und Seitenhornfasern, welche aus den Neuromeren durch die Ganglien an metamerisch benachbarte

viscerale Muskeln sich begäben, grade wie die beiden eigentlichen Trigeminus-Neuromeren durch das G. Gasseri ihre motorischen Seitenhornfasern im Strange des R. maxillaris inferior an die Kernmuskulatur entsenden.

Nun gibt es aber im 2. Trochlearis-Neuromer keinen besonderen Seitenhornnerven mehr, so dass die Frage entsteht, ob diese Hypothese nicht der ausreichenden Grundlage entbehrt. Wenn wir aber so und so oft sehen, dass bei Torpedo-Embryonen der Trochlearis-Strang nicht nur durch das eine Trochlearis-Ganglion hindurchzieht, sondern auch Fasern in das andre sendet, dass überhaupt der Trochlearisstrang fast immer in gewissen Anfangsstadien gegabelt verläuft und mit mindestens zwei Zweigen an den Obliquus gelangt, auch noch in späteren Stadien seine Endzweige zwei gesonderte Bezirke des Obliquus innerviren, so gewinnt die Vorstellung solidere Grundlagen, dass der Trochlearis überhaupt nicht bloß einem Metamer zugehörte, sondern mehreren, und dass erst allmählich sein Ursprung auf ein Neuromer eingeschränkt ward. Auf eine solche Polymerie ließe sich auch vielleicht der Umstand beziehen, dass nach dem Auswachsen des primären Trochlearis seine Fasern auseinander weichen und mittelst getrennter Knorpelcanäle durch den Orbitalknorpel treten, um dann wieder zu convergiren und in andrer Richtung zu dem Obliquus superior hinzuziehen.

Aber auch dabei dürfte die reconstruirende Phantasie nicht stehen bleiben. Fragen wir nämlich — und damit treten wir dem Hauptproblem immer näher — wie es denn kam, dass der Trochlearis in seiner Ausbreitung und in seiner Richtung sich so sonderbar verhält, wesshalb er nach Durchtritt durch den Orbitalknorpel sich fast in rechtem Winkel knickt, um an sein Endorgan, den Muskel, zu gelangen, dem er auf weitem Wege von hinten sich einfügt, so stoßen wir auf den wohlbekannten, aber morphologisch-phylogenetisch noch durchaus nicht begriffenen Umstand, dass dieses Endorgan, der Obliquus superior, sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung so weit von seinem Ursprungsort entfernt.

Diese Frage führt zurück auf die umfassendere Frage nach der morphologischen Bedeutung der Mandibularhöhle, deren oberstes, vorderstes Stück den Obliquus superior bildet, während ihre unteren Theile die Kaumuskulatur liefern. Ich habe dieselbe in ausführlichster Weise in der 23. und 24. Studie erörtert und setze die Resultate dieser Erörterung als bekannt voraus, so dass ich sie nicht von Neuem darzulegen brauche, so sehr auch einige später

erschienene Arbeiten, besonders die ausgezeichnete Arbeit von REX (»Üb. d. Mesoderm d. Vorderkopfes d. Lachmöwe« in: Morph. Jahrb. 33. Bd. 1905) dazu einladen; dazu wird vielleicht in der nächsten Studie der geeignete Anlass geboten werden. Nur die Hauptzüge der Anlage und Umgestaltung der Mandibularhöhle möchte ich kurz noch mal betonen. In der Anlage trafen wir die Mandibularhöhle als vordere Partie des Mesoderms überhaupt, neben dem Vorderende der Chorda, unter dem Abschnitt des Neuralrohrs, aus welchem die Trigeminusplatte hervorgeht, welche sich zwischen sie und das Ectoderm schiebt. Nach vorn grenzt sie sich ab gegen das noch unvollständig differenzirte Vorder-Ende des Entoderms + Mesoderm und Chordaspitze, aus welchem allmählich die Prämandibularhöhle in der Weise sich herausbildet, die in der 24. Studie ausführlich dargelegt ward. An der Umgestaltung der Mandibularhöhle betheiligt sich als ein Hauptfactor vor Allem wiederum die Hirn- und Kopfbeuge — was ich schon in der 23. Studie darzustellen bemüht gewesen bin —, indem sie ihrer weiteren Ausgestaltung räumliche Grenzen setzt und sie zusammenpresst, so dass sehr bald ihre äußere Gestalt die größten Veränderungen erfährt. Mit der Hirn- und Kopfbeuge schiebt sich nun als besonders wichtiger Factor die Augen-Anlage zuerst nach unten, und dann auch nach hinten — ja, es kommt allmählich fast zu einer Umrollung des Auges, wodurch die Seite, welche erst dorsal lag, frontal und beinahe ventral wird. Diese Gesammtbewegung des Vorderkopfes äußert auf die Gestaltung der Mandibularhöhle die doppelte Wirkung: sie drängt sie in der Mitte zusammen, so dass ihr ursprünglich breites Lumen fast völlig verstreicht — sie schiebt den oberen vorderen Theil nach vorn, so dass er wie ein lang ausgezogener Zipfel zwischen dem Mittelhirn und der Augenblase gelagert erscheint, und sie drängt durch die Einbuchtung, welche das ventrale Ectoderm erfährt, die ursprünglich ventralen Abschnitte in eine aufgerichtete Stellung, als gehörten dieselben von Hause aus zu den lateralen Abschnitten des visceralen Mesoderms. Danach verfällt die Mitte und der hintere obere Theil der Mandibularhöhle der Auflösung; von ersterer bleibt nur erhalten der vordere Abschnitt des Rectus externus, von letzterer der sich immer weiter um das Auge herumschiebende Obliquus superior (vergl. die Darstellung dieses Processes bei *Scyl. catulus* oben pag. 334).

Diese Verschiebungen in der Topographie der Mandibularhöhle ebenso wie der Ausfall der zu Grunde gehenden Abschnitte müssen natürlich in Rechnung gezogen werden, will man ihre Innervirung

richtig verstehen. Unterbliebe beides, und entwickelte sich die Muskulatur der Mandibularhöhle in der Weise ihrer ursprünglichen Anlage, so würden wir wahrscheinlich Seitenhornnerven aus den vier Neuromeren der Trigeminusplatte durch die letztere (ähnlich wie bei der Vagusplatte) zu den Visceralmuskeln der Mandibularhöhle sich begeben sehen und würden vielleicht die deutlichsten Spuren ihrer Composition aus einer Mehrheit von Mesomeren dauernd bewahrt finden, die ich aus ihrer ursprünglichen Anlage, besonders bei *Torpedo*-Embryonen, erschlossen habe.

Es ist freilich noch nicht gelungen, die Faservertheilung innerhalb des Rautenhirns vom ersten Auftreten sowohl der aus- wie der eintretenden Fasern mit Bezug auf die Neuromerie festzustellen und dabei zu ermitteln, in wie weit auch dabei schon Concentrationen und Reductionen einen ursprünglicheren Zustand verdeckt haben. Auch fehlt, wie ich schon in dieser Studie mehrfach hervorgehoben habe, noch eine genauere Darstellung der Differenzirung des eigentlichen G. Gasseri — wenn es aber gelingen sollte, eine differenzirende Färbung für Nervenfasern und Fibrillen auch für Embryonen zu entdecken — und dafür besteht begründete Aussicht —, so wird die Folge sein, auch an der inneren Constitution des Gehirns und seiner Ganglien Forschungen vorzunehmen, durch welche vielleicht auf frühere, regelmäßigere Vertheilung der Nervenbahnen geschlossen werden könnte. Einstweilen müssen wir uns mit den Resultaten der Beobachtungen begnügen, wie sie an Embryonen gewonnen werden, die noch nicht mit specifischen Methoden für Nerven-Differenzirung behandelt sind —, und da bleibt als bemerkenswerthester Umstand bestehen, dass die medullare Grundlage für die Innervirung der Mandibularhöhle und ihrer Derivate in vier Neuromeren besteht, von denen drei den Ursprungsort für die sog. Trigeminusplatte bilden — das vierte aber für die Wurzelbildung des G. Gasseri von der größten Bedeutung wird, so dass man nichts Irriges behauptet, wenn man die beiden Trigeminus- und die beiden Trochlearis-Neuromeren als diejenigen Abschnitte des Central-Nervensystems auffasst, denen als entsprechende Mesodermbildung die Mandibularhöhle zugehört.

Wie wir aber eine weitgehende Umgestaltung und Reduction der Mandibularhöhle frühzeitig im Embryo vor sich gehen sehen, so können wir auch von vornherein darauf gefasst sein, entsprechenden Reductionen und Umgestaltungen an dem peripherischen sowohl wie centralen Nervensystem zu begegnen. Einen Theil dieser

Umgestaltungen lehrt uns nun die vergl. ontogenetische Untersuchung der Trigeminusplatte der Selachier kennen, deren Phänomene vielleicht verständlich werden, wenn wir sie mit phylogenetischen Ereignissen in Zusammenhang bringen, die zugleich die Umwandlungen und Reductionen der Mandibularhöhle selbst verständlich machen. Der Darlegung solcher erschlossener phylogenetischer Ereignisse muss aber noch die Ausdehnung der vergl. ontogenetischen Untersuchungen auf die beobachtbaren Phänomene der Hirn- und Kopfbeuge vorangehen, in ihren Einzelheiten sowohl, wie in den sie begleitenden Umgestaltungen andrer Organe des Vorderkopfes, Untersuchungen, die indessen noch nicht abgeschlossen sind.

Fassen wir zusammen, was in den vorstehenden Erörterungen enthalten ist, so gewinnen wir als phylogenetische These für die Natur und Entstehung des Trochlearis das Folgende.

In früheren Vorfahrenstadien der Selachier bestand der Kopfabschnitt, welchem die jetzige Mandibularhöhle als Mesodermtheil entspricht, vermuthlich aus einer Anzahl — drei oder vier — Metameren. Dieselben scheinen am deutlichsten in den Neuromeren des Rautenhirns erhalten. Das vorderste dieser Neuromeren ist zu dem Kleinhirn umgewandelt worden, die drei andern gehören jetzt der eigentlichen Rautengrube an, wobei die Bildung, welche Rautenohr und Rautenlippe genannt wird, mit dem Neuromer des Kleinhirns anfänglich so eng verbunden auftritt, dass beide von den meisten Morphologen als ein, freilich ungewöhnlich großes Neuromer angesehen werden, auch der Kerben- und Pfeilerbildung entbehren, welche bei den übrigen als Kriterium gesonderter Neuromerenbildung angesehen werden darf. Das vierte dieser Neuromeren hat gleichfalls eine gewisse Sonderstellung, insofern es im Embryo nicht an der ursprünglichen Production der Trigeminusplatte Antheil nimmt und erst nachträglich in den Bereich der Wurzelbildung des G. Gasseri gezogen wird. Schon Neal hat versucht, diese exceptionelle Erscheinung zu motiviren (vergl. l. c. pag. 256): es wird auch für die weiteren Betrachtungen nöthig werden, daran nicht achtlos vorbeizugehen, vor Allem danach zu suchen, ob für den Maxillaris inferior in diesem Neuromer Elemente zu seinem Kern Beiträge liefern, ob nicht.

Eine ähnliche Aufgabe erwächst für die beiden vorderen, von mir als Trochlearis-Neuromeren bezeichneten Abschnitte mit Bezug auf den Kern der Trochlearis-Fasern: ob in der Bildung der motorischen Ursprungszellen ein Zusammenarbeiten beider Neuromeren

zu constatiren, oder ob das zweite Trochlearis-Neuromer in dieser Richtung schon völlig rudimentär geworden ist. Wenn aber der Maxillaris inferior die motorischen Fasern für den gesammten centralen Theil der Mandibularhöhlen-Muskulatur liefert, und das ist keine geringe Leistung, da fast die gesammte Kaumuskulatur auf sein Konto kommt, so hat im Gegensatz dazu der motorische Nerv der beiden vorderen Neuromeren, der Trochlearis, nur den recht unbedeutenden Obliquus superior zu innerviren, den Rest der dorsalen Abschnitte der Mandibularhöhle.

Beide Thatsachen verkörpern sichtlich einen complicirten Abschnitt der phylogenetischen Entwicklung des Vorderkopfes: der erstere eine immer weitere Kreise ziehende Steigerung ursprünglich weniger wichtiger Functionen, der zweite die Reduction ursprünglich allgemeinerer zu einer ganz beschränkten und wahrscheinlich erst allmählich erworbenen Specialfunction, der Umrollung des Auges. Die Entwicklungsweise des Obliquus superior gibt wohl hinreichende Anhaltspunkte dafür, dass der Theil der Mandibularhöhle, aus welcher er entsteht, von Hause aus gar nichts mit dem Auge und seiner Beweglichkeit zu thun hatte, ja dass die Zellen, aus welchen er hervorgeht, von Anfang an schwerlich etwas Anderes bedeuteten, als die Zellen aller übrigen Abschnitte der Mandibularhöhle, welche dazu dienten, die Kiemen- oder Visceralbogen, so viele ihrer vorhanden waren, in Bewegung zu setzen. Erst die Ereignisse, welche dazu führten, dass die Hirn- und Kopfbeuge Platz griff, haben wahrscheinlich auch dazu geführt, den dorsalsten Theil der Visceral-Muskulatur der Mandibularhöhle in unmittelbare Berührung mit dem Auge zu bringen, und während die hinteren dorsalen Theile der Mandibularhöhle dem Untergange verfielen, sind die vorderen durch einen Functionswechsel erhalten geblieben und zu einem Augenmuskel geworden, der bis zum Menschen hinauf seine Bedeutung behalten hat.

Wie weit die dorsalen Theile der Mandibularhöhle von Hause aus mit den ventralen ein und dieselbe Arbeit leisteten — also wahrscheinlich zur Kiemenbewegung dienten, wobei dorsale und ventrale Abschnitte nöthig waren —, das soll hier nicht untersucht oder erwogen werden: ich möchte nur betonen, dass in früheren phylogenetischen Perioden mit der größeren Gleichheit der Function auch die Innervation eine übereinstimmendere gewesen sein, und der Trochlearis mit dem Maxillaris inferior viel mehr Berührungspunkte gehabt haben wird, als diese beiden Nerven jetzt bei der so weit auseinander gerückten Lagerung und der so verschiedenen Thätigkeit

aufweisen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass sich ehemals die Faser-Ausdehnung des Trochlearis auch auf die ventralen Abschnitte der Mandibularhöhle erstreckte, wie ich auch glaube, dass zu Grunde gegangene dorsale Abschnitte der Mandibularhöhle wahrscheinlich durch Zweige des Maxillaris inferior versorgt wurden, ja, eventuell sogar Reste und Zweige beider Nerven plexusartig mit einander verbunden waren. Ihre jetzige Geschiedenheit sehe ich nur als Endresultat der phylogenetischen Umgestaltung der ganzen Vorderkopfsphäre an.

Fassen wir so die Vorgeschichte des Trochlearis auf, so begreifen wir, dass die vorderen Abschnitte der Trigeminusplatte sich erst zu dem sog. primären Trochlearis reduciren, dann aber völlig zu Grunde gehen, wie bei den meisten Squaliden, wo sie nicht einmal mehr die SCHWANN'schen Zellen für den Trochlearis liefern — was sie noch bei *Torpedo* leisten. Wesshalb andrerseits bei *Torpedo* kein Ophthalm. minor mehr gebildet wird, bleibt zunächst räthselhaft, wie denn überhaupt die Feststellung des eigentlichen Warum? für all diese Dinge einstweilen ein unnahbares Gebiet bleibt, und Ursachenforschung, ja selbst die Ermittlung occasioneller Ursachen gänzlich ausgeschlossen bleiben muss. Nur Zusammenhänge wird man aufzudecken im Stande sein, damit aber auch schon eine hinreichende und in manchem Betracht aufklärende Arbeit leisten können.

Wie es zu dem vermutheten Zugrundegehen der sensiblen Nerven der vorderen Neuromeren resp. ihres Antheils an der Trigeminusplatte kam, das bleibt gleicherweise räthselhaft, und man muss glauben, dass auch dabei eine Concentration stattgefunden hat, die durch Verbreiterung der peripherischen Bezirke bei gleichzeitiger Vereinfachung und Localisation der ventralen Zusammenhänge höhere Organisationsmöglichkeiten und sparsamere Material-Verwerthung schuf. So ist wohl der Ophthalm. minor als ein Concentrationsproduct ursprünglich metamerisch getrennter Nerven aufzufassen, woraus sich auch der merkwürdige Zusammenhang mit dem Trochlearis, dessen Scheiden-Material er liefert, erklären würde.

Wie weit der O. minor einstmals auch als sensorischer Nerv fungirt und Seitenorgane (Schleimcanäle) innervirt habe, dabei aber von dem O. major aus seinem metamerischen Besitzstande verdrängt sein mag, soll hier nicht weiter erörtert werden, auch nicht, ob der R. mandibularis ehemals in näheren Beziehungen zu ihm gestanden habe, wie es der anomale Befund eines Embryo von *Scyll.*

canicula, der auf Taf. 20 Fig. 8 abgebildet ist, andeutet. Es bedarf erst weiterer Feststellungen über die vermutheten fundamentalen phylogenetischen Entwicklungsvorgänge des Kopfes, deren Darlegung ich mir für später vorbehalten habe, ehe mit einiger Aussicht auf Anschaulichkeit derlei Processe verwerthet werden können.

In den voranstehenden Erörterungen ist noch mit keinem Worte derjenigen Eigenthümlichkeit des Trochlearis gedacht worden, welche den Anlass zu den Debatten gab, die in den letzten Jahren zwischen FÜRBRINGER einerseits und RABL und mir andrerseits stattgefunden haben: über das Chiasma.

Ich gestehe ohne Umschweife, dass mir die Existenz dieses Chiasmas heute noch genau so räthselhaft geblieben ist wie früher, und dass all meine Untersuchungen nichts geliefert haben, was zu einer Aufklärung hätte führen können.

Wesshalb die Fasern des Trochlearis von der einen Seite auf die andre übertreten, aus morphologisch-phylogenetischen Gründen begreiflich zu machen, ist mir bis jetzt nicht gelungen. Die von HOFFMANN zuerst erdachte und nachher von FÜRBRINGER adoptirte Hypothese halte ich nach wie vor für undiscutirbar, zumal da sie das Problem nicht nur nicht vereinfacht, sondern auf Annahmen stützt, die, wie die behauptete uranfängliche embryonale Verbindung von Nerv und Muskelfaser, nachweislich nicht Stich halten, wie grade die genauere Erforschung der Entwicklungsweise des Trochlearis als Paradigma ergibt. Nichts kann für diese Auffassung abweisender sein, als der oben auf pag. 290 beschriebene Fall einer Trochlearisfaser, welche auf der Seite ihres Ursprungs aus dem Verbande des Medullarrohres austritt und doch über den Isthmus hinüber, durch lauter Mesenchymgewebe hindurch auf die andre Seite des Embryo hinüberzieht, um in allmählichem Wachsthum den andersseitigen Obliquus superior zu erreichen. Jede Möglichkeit eines uranfänglichen Zusammenhangs zwischen Muskelzelle und Nervenzelle ist dabei ausgeschlossen.

Vielleicht gibt uns eine verfeinerte Methodik der Präparation Mittel an die Hand, über das erste Auswachsen der Trochlearisfasern innerhalb des Medullarrohres neue Einsichten zu gewinnen: andernfalls dürften wir um so weniger vorwärts dringen, als es wohl unzweifelhaft ist, dass das Chiasma erst entstand, nachdem das Medullarrohr als solches ins Leben trat, vorher also die Trochlearisfasern in demselben Antimer Ursprung und Ende finden mussten.

Dass die NEAL'sche Deutung des Trochlearis als ventralen motorischen Vorderhirnnerven keine Änderung für das Chiasma-Problem

bedeutet, liegt auf der Hand; im Gegentheil würde es die Lösung dieses Problems nur noch erschweren.

Ob eine Erklärung aus entwicklungs-mechanischen oder entwicklungs-physiologischen Gründen größere Erfolge verspricht, wage ich nicht zu beurtheilen: dass es einer Nervenfaser von vornherein leichter und bequemer sein wird, sich in der Richtung ihres anfänglichen Auswachsens weiter zu begeben, ist ja wohl ohne Weiteres klar; wenn wir aber dennoch die verwickeltsten Fasernetze finden, so werden eben doch noch andre Motive auf Richtung und Beziehung der einzelnen auswachsenden Faser einwirken, von deren bestimmender Bedeutung wir einstweilen wohl keine Vorstellung haben. Welche von diesen wirkenden Ursachen z. B. der eben erwähnten, isolirten Trochlearisfaser ihren Weg durch das Mesenchym über den Isthmus hinüber und auf dem andern Antimer hinab in die Nähe des andersseitigen Obliquus superior vorschrieb, ist völlig unerfindlich; lag doch der diesseitige gleichnamige Muskel so sehr viel näher und bequemer zu erreichen, wenn einmal die Faser doch schon von ihrem normalen Laufe im Innern des Medullarrohres und durch das Chiasma hindurch abwich.

V. Die Entwicklung des Trochlearis im Hinblick auf histogenetische Probleme der Nervenentstehung.

Neben den phylogenetischen Problemen, deren Behandlung den Haupttheil dieser Studie bilden, war es von Wichtigkeit, das zu beträchtlichem Theil neue Thatsachen-Material auch für die Fragen auszubeuten, welche heutzutage im Brennpunkt der Discussion auf dem Gebiete der Nerven-Bildung stehen, und denen im früheren Verlaufe dieser Studien bereits ein beträchtliches Interesse zugewendet ward.

Von welcher Bedeutung dabei für den Verfasser dieser Studien die Untersuchung der Trochlearis-Entstehung geworden ist, erhellt am klarsten aus dem Umstand, dass er durch diese Untersuchung von einem Anhänger der Zellkettentheorie zu einem Anhänger der Auswachstheorie im Sinne His' geworden ist.

Solange die Untersuchung sich auf dem Gebiet der *Torpedo*-Ontogenese hielt, blieben meine Auffassungen über die Entstehung der Trochlearisfasern im Einklang mit meinen bisherigen Ansichten über Nervenfaser-Entstehung durch Zellketten; ja — ich brauche es nicht zu verschweigen — das Auffinden der Kettenfasern, welche

bei *Torpedo*-Embryonen über das Dach des Isthmus hinziehen, bestärkte mich um so mehr in dieser Auffassung, als ich zufolge des genaueren Studiums der von mir Trochlearisganglien genannten Gebilde daran festhielt, dass von Hause aus dem Trochlearis sensible Fasern zugekommen seien. Bei *Torpedo* gelingt es nicht oder wenigstens nicht leicht, nackte Trochlearisfasern im Mesenchym aufzufinden: sie gehen sofort in die Producte des primären Trochlearis resp. der Trochlearisganglien über, lassen also kein sicheres Bild ihrer Entstehung gewinnen.

Anders steht es mit den Squaliden, wo es fast immer gelingt, den auswachsenden Trochlearis bis auf die Hälfte seines definitiven Laufes als nackte, kernlose Fasern aufzufinden, die jederseits aus dem Chiasma hervortreten. Ein überzeugenderer Beweis für die kernlose Natur eines Nerven lässt sich schwerlich beschaffen, und da es zugleich gelang, bei *Pristiurus* einen Fall von Hemmungsbildung des Ophthalmicus minor zu constatiren, durch welche die Bildung aufsteigender Kettenfasern hintangehalten war, so erwies sich, dass der Trochlearis in seiner ganzen Länge vom Chiasma an bis zum Obliquus superior ohne einen einzigen Kern bestehen konnte — mit andern Worten, dass er ein ausschließliches Auswachsungsproduct seiner im Centralnervensystem liegenden Ganglienzellen sein musste.

Was also durch das Experiment Harrison's bei Amphibien bewiesen war, dass nämlich der Belag der Schwann'schen Zellen für die motorischen Nervenfasern aus den Elementen der Ganglienleiste geliefert werde, gelang, durch ein quasi-natürliches Experiment der Ausschaltung des O. minor auch für den Trochlearis zu beweisen. Schwerlich gelingt es an einem andern Nerven und auch an einer andern Thiergruppe, dieses Verhältniss so klar und sicher festzustellen, da wohl nirgends das Mesenchym-Material zwischen Isthmus und Auge ein so spärliches ist, wie bei den Selachiern und ganz besonders bei *Pristiurus*. Hier kann der Lauf der nackten Nervenfasern inmitten des Mesenchyms auf weite Strecken verfolgt werden, zugleich werden aber auch die allmählich als Kettenfasern vom Ophth. minor aufsteigenden Scheidenzellen von Anfang an mit größter Sicherheit von allen übrigen Zell-Elementen unterscheidbar. Könnte es also noch zweifelhaft sein, ob die Scheidenzellen von den umliegenden Mesodermzellen geliefert werden, wie es besonders Kölliker in früheren Zeiten festhielt, so lieferte die Trochlearis-

Entwicklung der Squaliden den Beweis 1) dass ein langer motorischer Nerv durch einen bedeutenden, mit Mesoderm-Elementen angefüllten Bezirk hindurchwachsen kann, ohne auch nur einen einzigen Kern aus dem umliegenden Mesoderm an sich zu fesseln, und 2) dass die Scheidenzellen von einem andern Nerven sensibler Natur, Abkömmling der Ganglienleiste, auf den Trochlearis übertragen werden.

Wenn aber das HARRISON'sche Experiment naturgemäß nichts über die Art und Weise dieses Übertragens der Scheidenzellen von einem sensiblen auf einen motorischen Nerven aussagen konnte, so liefert die directe Beobachtung dieses Processes bei dem Trochlearis der Selachier interessante Aufschlüsse.

Bei *Torpedo* bleibt es zweifelhaft, ob der Nerv die Scheidenzellen oder diese den Nerv aufsuchen: die verhältnismäßige Nähe der Trochlearisganglien am Austritt der Trochlearisfasern aus dem Chiasma macht es ungewiss, ob letztere in die Ganglienleistenreste hineinwachsen oder bereits von Wucherungen derselben beim Austritt aus dem Chiasma in Empfang genommen werden: für beide Modalitäten gibt es Anhaltspunkte der Beobachtung. Jedenfalls aber deutet das Vorkommen der über dem Isthmusdach hinwegziehenden Kettenfasern darauf hin, dass selbständiges Vorwandern von Scheidenzellen in der charakteristischen Gestalt von Kettenfasern auch bei *Torpedo* vorkommt. Bei den Squaliden aber gestaltet sich die Versorgung der Trochlearis-Fasern und Scheidenzellen in eigenthümlicher Weise. Hier handelt es sich nicht mehr um directen Übergang von Zellmaterial der Ganglienleiste auf den mit ihr in Contact tretenden motorischen Nervenstamm, sondern von einem bestimmten sensiblen Nerven, dem Ophthal. minor, der aus dem bereits localisirten Ganglion Gasseri hervorwächst und in weiter Entfernung vom Austritt des Trochlearis dicht am Ectoderm frontalwärts auswächst, zweigen sich dorsalwärts eine Anzahl von ein- oder mehrreihigen Kettenfasern ab und begeben sich mehr oder weniger convergirend nach innen zur Sattelhöhle, welche mit mesodermalen Elementen in je nach der Species geringerer (*Pristiurus*) oder größerer Dichte (*Mustelus*) angefüllt ist. Die Zellen dieser Kettenfasern zeigen durch ihre langgezogene Gestalt, dass sie stark dorsalwärts streben, ihre Kerne sind fast immer 4—5mal länger als breit, ihr sie verbindendes Plasma ist zwischen den Kernen lang ausgezogen und scheint bandförmig zusammengedrückt zu sein.

Da die Kettenfasern von den Hauptästen des Ophth. minor ausgehen, so lag es nahe, sie für Zweige dieser Nerven selbst anzu-

sehen, was sowohl Miss PLATT als ich selbst lange Zeit thaten; und noch heute bestehen bei mir Zweifel, ob nicht einige dieser »Kettenfasern« richtige Fibrillen führen. Miss PLATT gerieth dadurch auf die nicht ganz klare Vorstellung, der Trochlearis habe zwei Ursprungsstellen; ich meinerseits ward in der Auffassung bestärkt, dass ein besonderes sensibles Fasersystem des Trochlearis einstmals bestanden habe, und dass der O. minor mit diesem System ehemals verbunden gewesen wäre. NEAL dagegen hat von Anfang an, z. Th. durch andre Conservirungsmethoden dazu geführt, behauptet, die aufsteigenden Kettenfasern, welche sich mit den absteigenden Trochlearisfasern verbänden, sorgten nur für den Belag des Trochlearis mit Scheidenzellen. Wenn er, hierauf gestützt, aber behauptet, der O. minor habe morphologisch nichts mit dem Trochlearis zu schaffen, so habe ich schon oben betont, dass es auffallend ist, wenn Scheidenzellen immer nur aus dem O. minor-Verbande und nie aus dem O. major-Stamme, der doch dicht daneben verläuft, ihren Weg an die sich ausbreitenden Zweige des herabwachsenden Trochlearis suchen und finden; auch muss auf die deutlichen Reste eines sensiblen Fasersystems der nur noch bei den Embryonen von *Torpedo* vorhandenen Trochlearis-Ganglien hingewiesen werden, mit denen zugleich die Scheidenzellen an die Trochlearisfasern gelangen. Es hat desshalb nichts an sich Unwahrscheinliches, wenn bis auf Weiteres, d. h. bis auf genauere, mit fibrillen-färbenden Methoden angestellte neuere Untersuchungen die Vermuthung bestehen bleibt, dass auch unter den aufsteigenden Kettenfasern des O. minor wirkliche fibrillen-führende Zweige zu finden seien, und dass vielleicht auf solche wirkliche O. minor-Zweige der Ramus recurrens ophthalmici phylogenetisch zurückzuführen sei, der sogar noch bei dem Menschen besteht und immer im Verdacht gestanden hat, Verbindungen mit dem Trochlearis einzugehen (siehe oben pag. 399 Anmerkung).

Dass aber die Mehrzahl dieser Kettenfasern dazu bestimmt ist, Scheidenkerne für die Trochlearisfasern zu liefern, scheint aus den in dieser Studie mitgetheilten Beobachtungen hervorzugehen, und dadurch gewinnen wir interessante Gesichtspunkte für die Art und Weise, wie in dem Falle des Squaliden-Trochlearis die Scheidenkerne sich den eigentlichen Nervenfasern anfügen. Wenn HELD in seinem Vortrage »zur Histogenese der Nervenleitung« (Verh. Anat. Ges. 20. Vers. 1906 pag. 195) z. B. sagt, er müsse O. SCHULTZE Recht geben, dass die SCHWANN'schen Zellen sich nicht rein äußer-

lich auf junge Nervenbahnen auflagern, so muss ich, nach mehrfachen Bildern bei Squaliden-Embryonen, diese Auffassung als allgemeingültig bezweifeln. So und so oft habe ich die absteigenden Trochlearisfasern und die aufsteigenden O. minor-Kettenfasern dicht aneinander gelagert gesehen, dabei bleiben oft genug kleine Spalten zwischen ihnen frei, welche beweisen, dass eine plasmatische Umhüllung der Trochlearisfaser durch die Kettenfaser noch nicht erfolgt war. Ebenso häufig freilich konnte ich die einzelne Trochlearisfaser in eine ebenso vereinzelte O. minor-Kettenfaser einmünden sehen, ohne dass es möglich gewesen wäre, proximal von der Berührungsstelle Scheidenzellen oder auch nur ihr Plasma, distal aber fibrillen-führendes Nervenplasma zu unterscheiden. Man muss annehmen, dass beide Gebilde aneinander gelagert in entgegengesetzter Richtung weiter wachsen. Ob dabei der distalwärts wachsende Fibrillenstrang bereits durch das Plasma der Kettenfaser hindurch seinen Weg findet, oder ob ihn das Plasma allmählich umschließt, bleibt zweifelhaft: es wäre aber vielleicht nicht unmöglich, grade an dem Material der Squaliden-Trochlearis-Entwicklung mehr Einblicke in diese Verhältnisse zu gewinnen, sobald diese Fragen besonders ins Auge gefasst werden. Dass die auswachsende Kettenfaser sich mitotisch vergrößert, wenn sie bereits der absteigenden Nervenfaser anliegt, habe ich mehrfach beobachtet, — letztere bleibt dabei unabhängig von ersterer. Es wird weiterer, mit complicirteren Methoden anzustellender Beobachtungen über die Frage bedürfen, wie sich bei der plasmatischen Umhüllung der Fibrillenbündel die beiden einander berührenden Plasmaschichten verhalten, und welche Producte der fertigen Nerven der einen, welche der andern zuzuschreiben seien.

Wenn aber die für den Trochlearis bestimmten Scheidenzellen bei den Squaliden nachweislich aus den O. minor-Zweigen hervorgehen und selbständig bis über das Dach des Isthmus hinüberwandern können, ohne dabei an einem richtigen Nerven-Ausläufer in die Höhe zu kriechen, so weist diese Thatsache darauf hin, dass auch diese Scheidenzellenfasern eine den auswachsenden Nervenfasern analoge Fähigkeit besitzen, durch größere, mit andersartigen Zellen angefüllte Zwischenräume an ihren Bestimmungsort hinzuwachsen, das Problem also, welches so viel Kopfzerbrechen verursacht hat, wie auswachsende Nervenfasern ihr entfernt liegendes Endorgan erreichen, in manchem Betracht auch für die Kettenfasern des Trochlearis gilt. Ob dabei dann auch auf die seit Hensen's

Vorgang so vielfach behandelten Plasmabrücken oder Plasmodesmata (HELD) Rücksicht genommen werden müsste, wäre wohl der Betrachtung aus dem Grunde werth, weil gar nicht abzusehen wäre, zu was diese Plasmabrücken dann nicht im Stande wären. Denn an uranfängliche Zusammenhänge dieser Kettenfasern mit den später erst aus dem Chiasma hervorwachsenden Trochlearisfasern, die ihren Ursprung in Neuroblasten des andern Antimeres haben, wird man doch ernstlich nicht glauben wollen; wenn aber doch solche Kettenfasern ihren richtigen Weg vom G. minor aus bis zum Chiasma finden, so müsste für sie eine eben solche Leitung angenommen werden, wie für die eigentlichen Trochlearisfasern selbst.

Aber grade die Entwicklung des Trochlearis bildet eine Crux für die HENSEN-GEGENBAUR-FÜRBRINGER-Theorie vom uranfänglichen Zusammenhang des Nerven mit seinem Endorgan. So lange es sich nur darum handelt, die Verbindung der motorischen Vorderhornnerven mit den Urwirbeln als vorgebildet hinzustellen, kann man an solche Plasmabrücken glauben und in ihnen wenigstens die Leitwege erkennen wollen, welche für den auswachsenden Nerven die Richtung geben; die Entfernung zwischen Vorderhornnerv und daneben liegendem Urwirbel ist minim, und wenig Zellelemente drängen sich dazwischen. Will man aber nun diese Anschauungsweise auch auf die drei Augenmuskelnerven ausdehnen, so wird sie sehr rasch unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnen. Alle drei haben beträchtlich lange Strecken bis zu ihrem Endorgan zurückzulegen, und Abducens, Oculomotorius und Trochlearis lösen diese Aufgabe jeder auf seine eigne Weise. Ich habe schon früher (20. Studie pag. 174 ff.) darauf hingewiesen, dass nicht an den Vorderhorn-Nerven, sondern an den Augenmuskelnerven und an den Seitenhornnerven dies Theorem erprobt werden müsse, wenn es sich als haltbar erweisen solle, und muss nun die Frage an die Vertheidiger der HENSEN'schen Auffassung stellen, wie sie sich den uranfänglichen Zusammenhang des Trochlearis durch Plasmabrücken mit seinem im andern Antimer gelegenen Endorgan, dem Obliquus superior, vorstellen? Noch bei Embryonen von 12—18 mm Länge ruhen die eigentlichen Trochlearisfasern entweder völlig im Innern der sie bilden sollenden Neuroblasten, oder sie haben höchstens den Weg durch die Medullarwand zum Chiasma durchgemacht, sind aber noch nicht aus demselben hervorgetreten. Der Obliquus superior seinerseits hat dann bereits die Entwicklung durchgemacht, die ihn von einem Theilstück der Mandibularhöhle zum

dorsalsten der Augenmuskeln werden lässt, und seine Muskelfasern haben bereits angefangen, sich zu differenziren. Welche und wie viel Plasmodesmen müssten angenommen werden, um den complicirtesten aller Wege, den ein motorischer Nerv zurückzulegen hat, für die Bahn des Trochlearis sich vorzustellen? Und wie sollte man sich vorstellen, dass erst Plasmodesmen des Medullarrohres, dann solche des Mesenchyms, dann, da die Kettenfasern bereits vorhanden sind, ehe die Trochlearisfasern ihre distalen Bezirke durchlaufen, Plasmodesmen der Kettenfasern und schließlich die der Muskelfasern des Obliquus alle in gleicher Weise hergerichtet sind, um durch weitere Differenzirung Fibrillen zu erzeugen? Wäre das im Geringsten leichter vorstellbar, als das Auswachsen des Nerven von seinem Neuroblasten bis an sein Endorgan? Gewiss, dies Auswachsen weist uns auf räthselhafte Kräfte hin, — aber werden wir ein Räthsel los, wenn wir dafür ein andres an seine Stelle setzen, das noch dazu eine Anzahl unbegründeter Annahmen voraussetzt?

Held, welcher auch die Plasmodesmen-Lehre für unzureichend ansieht (l. c. pag. 198), glaubt als direct bahnbestimmende Momente für die vordringenden Neurofibrillen das Princip der Achsenstellung eines Neuroblasten und das Princip der kleinsten Entfernung in Anspruch nehmen zu sollen; aber damit lässt sich im Falle des Trochlearis ebenso wenig auskommen, wie mit der Plasmodesmen-Annahme. Warum die Neuroblasten des Trochlearis des einen Antimeres aufsteigend über und durch das Dach des Isthmus in das andre Antimer hinüberwachsen und dort austreten, um absteigend bis zum Obliquus hinzuwachsen, das lässt sich ebenso wenig durch die Achsenstellung der Neuroblasten wie durch das Princip der kleinsten Entfernung begreiflich machen. Und wer die oben auf pag. 290 beschriebene, anomal austretende Trochlearisfaser von *Mustelus vulgaris* ins Auge fasst, welche ohne durch das Chiasma zu ziehen, doch in großem Bogen über das Dach des Isthmus hinweg auf die andre Seite des Embryo zieht und dort in der Richtung auf den Obliquus hinabsteigt, muss sich gewiss fragen, welcher Spiritus rector diese Faser zu ihrem Bogen über das Dach des Isthmus zwingt. Wenn die Plasmodesmenlehre etwas werth wäre, so könnte bei angenommener Präformation der Entwicklungsbahnen des Trochlearis diese Entwicklung nicht zu Stande kommen — und wenn das Princip der kleinsten Entfernung eine maßgebende Instanz wäre, so könnte es ebenso

wenig hier gewirkt haben, denn der Weg wäre der denkbar größte Umweg.

Wie wir uns auch stellen, ohne die Annahme eines unbekannten und undefinirbaren Agens, das man nennen möge, wie man wolle, werden wir das richtige Zusammentreffen des auswachsenden Trochlearis mit dem andersseitigen Obliquus superior nicht vorstellbar machen — und da hindert uns nichts, dieses Agens in das allumfassende Wort Erblichkeit mit einzubegreifen und dann danach zu forschen, ob wir nicht auf ontogenetisch-phylogenetischen Forschungs-Wegen dazu beitragen können, das hier von der Erblichkeit uns vorgelegte Problem schrittweise zu verkleinern und in so und so viel Theilprobleme zu verwandeln.

Die topographischen Verhältnisse der Squaliden-Embryonen, besonders bei *Pristiurus*, erleichtern auch, über eine andre Frage Aufschluss zu gewinnen: ob nämlich der auswachsende Trochlearis mittelst einer so oder so geformten Wachsthumskeule vorschreite? Nichts derart ist indess zu sehen. Grade die vorhin erwähnte, anomal laufende Faser hätte die beste Gelegenheit geboten, derartige von Ramón y Cajal beschriebene Bildungen zu constatiren; es hat sich aber weder an ihr, noch an normal verlaufenden Trochlearisfasern eine Spur einer terminalen Verbreiterung der vorschreitenden Fasern wahrnehmen lassen, im Gegentheil, meist zersplittert sich die Gesammtfaser in feinere Zweige, die im Mesenchym fast unsichtbar verschwinden. Gäbe es Wachsthumskeulen, so müsste grade das Ende der fortschreitenden Fasern am besten zu unterscheiden sein.

Es ist mir nicht gelungen, festzustellen, ob Zellen und Kerne medullaren Ursprungs die Trochlearisfasern bei ihrem Austritt aus dem Chiasma für irgendwelche bestimmten Functionen begleiten. Wohl habe ich (vgl. pag. 286) hie und da Medullarkerne beobachtet, welche den austretenden Fasern sich beimischen — ob aber diese Fälle anomale sind, konnte ich nicht ermitteln. Dass Medullarzellen bei den Selachier-Embryonen mit den Vorderhorn-Nerven austreten, halte ich nach wie vor aufrecht: was sie bedeuten, wenn sie nicht zu Schwann'schen Zellen werden sollten, lasse ich zunächst dahingestellt; weitere Forschung, besonders an dem Abducens, der ähnlich günstige Bedingungen für diese Frage, wie der Trochlearis für so manche andre, bietet, werden darüber bestimmte Aufklärung geben.

Die Squaliden-Entwicklung hat weiterhin eigenthümliche Verhältnisse aufgedeckt, die sich an dem Verbindungsstrang des Gangl.

mesocephalicum mit der vorübergehenden Ectoderm-Einstülpung zeigen, aus welcher ursprünglich offenbar ein Schleimcanal-Nervenstrang hervorgehen sollte. Während dieser Strang bei *Torpedo*-Embryonen sich auflöst, ohne Spuren zu hinterlassen, werden bei den Squaliden, ganz besonders bei *Mustelus* und bei *Scyllium*, Placoden daraus, welche sich aus der Verbindung mit dem G. mesocephalicum und dem Ectoderm loslösen, frei im Mesenchym herumwandern und sogar eigne Nervenfasern produciren, die sich gelegentlich an das Ectoderm zur Innervation von Sinnesorganen, gelegentlich auch mit andern Organen verbinden, jedenfalls aber ein regelloses Dasein führen. Denjenigen, welche, wie HENSEN, GEGENBAUR, FÜRBRINGER oder neuerdings auch VAN WIJHE, der Auswachstheorie als unübersteigliches Hindernis entgegenhalten, dass der auswachsende Nerv sich doch leicht verirren könnte, wenn er ohne präformirten Zusammenhang an sein Endorgan gelangen soll, sind diese Fälle der Mesocephalicum-Placoden ganz besonders zu empfehlen, um daran solche »sich verirrende« Nerven in Menge kennen zu lernen. Und dass es an Varianten auch sonst nicht fehlt, lehrt jedes Handbuch der Anatomie, sogar des Menschen, und würde an andern Vertebraten gewiss haufig bestätigt werden können, gäbe sich Jemand die Mühe, es festzustellen.

Der Fall dieser Mesocephalicum-Placoden ist aber noch in andrer Richtung interessant, insofern er lehrt, dass die von ihrer ursprünglichen functionellen Bestimmung entfernten Ganglienleistenzellen doch nervenbildend sind, wenn sie auch in andre Verhältnisse versetzt werden. HELD erwähnt in seinem bereits mehrfach citirten Vortrage (pag. 189 ff.) seine Beobachtungen über die weite und frühzeitige Vertheilung neuroblastischen Zellmaterials im Körper des Embryos und spricht die Vermuthung aus, dass vielleicht auch in den transplantirten Extremitätenknospen VON BRAUS bereits Neuroblasten vorhanden gewesen sein könnten, die dann eben der Anlass zur Bildung autochthoner Nerven gewesen wären. An solche Verhältnisse können die hier erwähnten Placoden mit ihren Nerven erinnern. Dass aber die Wanderung von Neuroblasten, wie HELD hervorhebt, in der That eine fast unumschränkte ist, möchte ich hier noch durch den Hinweis auf eine von mir festgestellte Thatsache erhärten, die mich anfänglich gradezu in Erstaunen versetzte. Ich fand nämlich bei der Untersuchung der Embryonen von *Trygon violaceus* im Nervus lateralis bis an seine äußerste Spitze im Schwanz des Embryos Ganglienzellen in so großer Zahl,

dass fast kein Querschnitt von Anfang des Lateralis bis dicht vor sein Ende gefunden wird, der nicht wenigstens eine durchschnittene Ganglienzelle enthielt. Anfänglich glaubte ich, annehmen zu müssen, dass es sich hier um einen Fall handle, in dem locale Wucherung von Ganglienzellen angenommen werden müsse, aber die Untersuchung andrer Nerven desselben Embryos bewies, dass auch in ihnen die Ausbreitung der Ganglienzellen eine sehr weitgehende war. Leider besitze ich nur Embryonen von *Trygon* in der Größe von 23 und 27 mm, keine kleineren, so dass ich nicht im Stande bin, zu beurtheilen, wie es zu dieser weiten Wanderung der Lateralis-Ganglienzellen gekommen ist. Dass bei dem Vorwachsen des Lateralis ebenso wie der Schleimcanalnerven des Kopfes bei andern Selachiern Zellen gleichzeitig mit den Nervenfasern am oder sogar im Ectoderm vordringen, ist sicher; wesshalb diese Beobachtungen denn auch die Auffassung stark unterstützten, dass die betreffenden Zellen und Kerne das Material der weiterwachsenden Nerven hergäben. In der That scheint es sich aber bei denselben nur um das gleichzeitige Vorwachsen sowohl der eigentlichen Nervenfaser wie ihres Scheidenzell-Materials zu handeln; bei *Trygon* aber müssen offenbar auch Neuroblasten mit dem weiter fortwachsenden Nerven vorwandern, und es würde von großem Interesse sein, diesen Process in seinen einzelnen Stadien genauer zu untersuchen und festzustellen, ob bei dem Vordringen des Lateralis die späteren Ganglienzellen bereits als solche unterscheidbar sind, oder ob sie erst an Ort und Stelle ihren Ganglienzell-Charakter annehmen.

Buchstabenbezeichnung.

Acust. Acusticus.
Aufst.Ophth.min. Aufsteigende Äste des Ophthalmicus minor.
Aug. Auge.
C.Z. Centrale Zellen.
Ch. Chorda.
Comm. Commissur zw. Trigeminus und Mesocephalicum.
Ect. Ectoderm.
Ent. Entoderm.
F. Fasern.
Fac.Acust.W. Facialis-Acusticus-Wurzeln.
Fac.Neur. Facialis-Neuromer.
Fac.Pl. Facialis-Ganglienleisten-Platte.
Fac.R. Facialis-Rayon.
Fac.Sp. Facialis-Spalte.
G.Acust. Acusticus-Ganglion.
G.Fac. Facialis-Ganglion.
G.Gass. Ganglion Gasseri.
G.Gl. Glossopharyngeus-Ganglion.
G.Mesoc. Ganglion mesocephalicum.
G.Ophth.min. Ganglion des Ophthalmicus minor.
G.thalam. Thalamicus-Ganglion.
G.Trig. Trigeminus-Ganglion.

G.Trochl. Trochlearis-Ganglion.
Gef. Gefäß.
Gef.W. Gefäß-Wandung.
Ggl. Ganglienleiste.
Glo.R. Glossopharyngeus-Rayon.
H.H. Hinterhirn.
H.Pl. Hinterhirn-Ganglienplatte.
Hy. Hyoid-Kiemenspalte.
Kern.F. Kernhaltige Fasern.
Lat.R. Lateralis-Rayon.
M.H. Mittelhirn.
M.Pl. Mittelhirn-Ganglien-Platte.
M.Z. Mantelzellen.
Mand.H. Mandibularhöhle.
Med. Medulla.
Mes. Mesoderm.
Mesect. Mesectoderm.
Mesoc.Plac. Placode des Ganglion mesocephalicum.
Mesoc.R. Rayon des Ganglion mesocephalicum.
N. Nase.
N.H. Nachhirn.
Neurop. Neuroporus.
Obl.inf. Musc. obliquus inferior.
Obl.sup. Musc. obliquus superior.
Oculom. Oculomotorius.
Ohrbl. Ohrblase.
Ohrsp. Ohrspalte.
Ophth.maj. Ophthalmicus major.
Ophth.inf. - minor.
Ophth.prof. - profundus.
Opt. Opticus.
Orb. Orbita.
Plac. Placoden.
Praem.H. Prämandibular-Höhle.
Prim.Trochl. Primärer Trochlearis.
R.bucc. Ramus buccalis } des Facialis.
R.hyoid. - hyoideus } des Facialis.
R.mand. - mandibularis } des Facialis.
R.max.inf. Ramus maxillaris inferior des Trigeminus.
Rect.sup. Musc. rectus superior.
S.Org. Sinnesorgan.
Sp. Spalte in der Medullarwand.
Spr. Spritzloch.
Stabf. Stabförmiger Rest der Hinterhirn-Platte.
Trig.Neur. Trigeminus-Neuromer.
Trig.R. Trigeminus-Rayon.
Trig.Sp. Trigeminus-Spalte.
Trig.W. Trigeminus-Wurzel.
Trochl. Trochlearis.
Trochl.Chi. Trochlearis-Chiasma.
Trochl.Neur. Trochlearis-Neuromer.
V.H. Vorderhirn.
V.W.G.Gass. Vordere Wurzel des Ganglion Gasseri.
Vag.R Vagus-Rayon.
Vg.Pl. Vagus-Ganglien-Platte.
W. Quergeschnittene Wurzelbündel von Glossopharyngeus und Vagus.
Zw.Pl. Zwischenhirn-Ganglien-Platte.

Tafelerklärung.

Tafel 10.

Alle Figuren beziehen sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata* und die bei diesen zwischen den Neuromeren des Rautenhirns vorkommenden Kerben und Spalten.

Fig. 1—3. Horizontalschnitte durch den 5 mm langen Embryo XXXVIII 103, I 22. Vergr. Fig. 1 u. 2 440, Fig. 3 55.

Fig. 1 und 2 zeigen die in der Medullarwandung vor der Ohrblase (*Ohrbl.*) liegende Spaltenbildung (*Ohr.Sp.*), die auf der linken Seite des Embryo (Fig. 1) nach innen zu weit klafft, auf der rechten Seite (Fig. 2) durch die Zell- resp. Kern-Gruppirung in der Medullarwandung angedeutet wird.

Fig. 4 u. 5. Embryo (XLI 449, IV 4) 8 mm lang, Horizontalschnitt. Vergr. Fig. 4 400, Fig. 5 35.

Fig. 4. Zeigt die weitklaffende zwischen Trigeminus 1- und Trochlearis-Neuromer liegende Spalte in der Medullarwandung, Fig. 5 giebt ein Übersichtsbild ihrer Lage.

Fig. 6—8. Embryo (XXXVIII 99, II 15) 5 mm lang, Horizontalschnitt. Vergr. Fig. 6 u. 7 440, Fig. 8 55.

Fig. 6. Zeigt die Trigeminusgegend der Medullarwand der linken Embryoseite. Eine Spalte ist nicht ausgebildet, die Zellen sind aber so gruppirt, dass eine Trennungslinie besteht. Auf der rechten Embryoseite (Fig. 7) ist eine Spalte (*Trig.Sp.*) deutlich ausgebildet.

Fig. 8. Übersichtsbild für Fig. 6 und 7.

Fig. 9—16. Querschnitte durch Embryo (XL 837, V 1—V 6, V 8) 6—7 mm lang. Vergr. Fig. 9—15 440, Fig. 16 55. Die Figuren geben Schnitte durch die Trigeminus-Trochlearis-Spalte wieder, die nicht bis auf die Außenfläche der Medullarwandung reicht, durch lockeres Zellgefüge aber sehr deutlich markirt ist.

Fig. 17 u. 18. Horizontalschnitte durch Embryo (XLI 455, III 9) 9 mm lang. Vergr. Fig. 17 440, Fig. 18 35.

Fig. 17. Zeigt die Facialisspalte (*Fac.Sp.*) der linken Embryoseite; die Spaltenränder sind lippenförmig emporgewulstet.

Fig. 18. Übersichtsbild.

Tafel 11.

Die stärker punktirten Linien durch das Medullarrohr bezeichnen die Grenzen der Trigeminus 1 u. 2- und Trochlearis 1 u. 2-Neuromeren.

Fig. 1. *Torp. marmorata* (XXXIII 80). Embryo von 3 mm Länge. Total-Ansicht des Kopfes, Beginn der Ganglienleiste in der Gegend des Mittel- und Hinterhirns. Neuroporus noch weit offen. Vergr. 55.

Fig. 2. *Torp. ocellata* (XXXIX 610). Embryo von 2,3 mm Länge. Total-Ansicht des Kopfes. Die Ganglienleiste hat sich weiter entwickelt, sowohl am Zwischenhirn, wie auch am Nachhirn ist sie in Entfa'tung begriffen. Vergr. 55.

Fig. 3. *Torp. marmorata* (XXI 565). Embryo von 3 mm Länge. Totalansicht des Kopfes. Weitere Fortschritte in der Ausbildung der Ganglienleiste. Vergr. 55.

Fig. 3*a* u. *b* (am Ende der Tafel!). *Torp. marmorata*. Zwei Querschnitte durch einen Embryo derselben Entwicklungsstufe auf den Linien, die mit *a* und *b* in Fig. 3 bezeichnet sind. Auf Schnitt *b* sieht man, wie das Ectoderm sich verdickt und damit den Anfang zur Ohrblase bildet. Vergr. 95.

Fig. 4. *Torp. marmorata* (XXI 556). Länge 3 mm. Die Trigeminusplatte schiebt eine lappenförmige Verlängerung — das spätere Ganglion mesocephalicum — nach vorn vor, die Zwischenhirnplatte dehnt sich entsprechend nach hinten aus, durch den Zusammenschluß beider, der auf Fig. 5 erfolgt ist, gestaltet sich die Bahn, welche nachher von der Wurzel des G. Gasseri bis an die vordersten Zellen des Ophthalmicus profundus eingenommen wird. Diese beiden von der Trigeminus- und Zwischenhirnplatte ausgehenden Zipfel repräsentiren die eigentliche Mittelhirnplatte, welche der seitlichen Vorwölbung des Mittelhirns halber vor und hinter derselben ventralwärts gleiten und erst darunter

sich wieder begegnen. Aus ihr entsteht, wie gesagt, das G. mesocephalicum und seine Derivate. Vergr. 55.

Es ist aber wohl im Sinne zu behalten, dass die auf den Fig. 1—7 dargestellten Ausgestaltungen der Ganglienleistenplatten auch die Elemente des späteren Mesectoderms in sich enthalten, so dass nicht die ganzen gelb gefärbten Partien Nervenbildner sind.

Fig. 5. *Torp. ocellata* (GAST's Sammlung 2b). Länge 3 mm. Da die Embryonen von *T. ocellata* kleiner sind als die von *T. marmorata*, so haben wir hier ein weiter entwickeltes Stadium vor uns, was sich auch in der das Auge und die Mandibular- und Hyoidbogen umgreifenden Mesectodermwucherung zu erkennen giebt. Zwischenhirn- und Trigeminusplatte sind auf breiter Fläche miteinander verschmolzen. Vergr. 55.

Fig. 6. *Torp. marmorata* (XXI 640). Länge 4 mm. Das gleiche Stadium, wie die vorige Figur. Die Ganglienleistenzellen auf der Rückennaht des Mittelhirns sind verschwunden, ein Zellrest ist an der Stelle übrig geblieben, wo später der N. thalamicus von Miss PLATT in die Erscheinung tritt. Vergr. 55.

Fig. 7. *Torp. marmorata* (XXI 566). Länge 5 mm. Vergr. 45. Das Ectoderm (*Ect.*) ist dorsal und am Vorderhirn bis zur Medianebene abgeschält gedacht, ebenso das Ectoderm der Visceralbögen. Die Ohrblase (*Ohrbl.*) mit dem sich differenzirenden Acusticus-Ganglion ist angeschnitten. Durch die Hinterhirn- oder Trigeminusplatte sieht man schwach durchscheinend die Prämandibular- und die Mandibularhöhle mit dem Mandibularschlauch, unter der Facialisplatte den Hyoidschlauch. Die Conturen des Neuralrohres sind unter den Ganglienplatten punktirt angedeutet. Die Chorda ist nicht eingezeichnet. Das ganze Bild ist etwas schematisirt. Bei *x* ist noch ein breiter Zusammenhang zwischen den beiden Wurzelpartien der Trigeminusplatte zu constatiren, bei *y* ein ähnlich breiter Zusammenhang der Trigeminusplatte mit dem Theil des Gesammtgebildes, aus welchem das G. mesocephalicum hervorgehen soll. Vergleicht man damit

Fig. 8. *Torp. marmorata* (XXXIII 262), Embryo von 6,5 mm, Vergr. 35, so sieht man, wie der Zusammenhang der Trigeminusplatte bei *x* gelöst ist und ein Zerfall eintritt, den die Abbildung verdeutlicht. Bei *y* hat sich aus dem noch bei Fig. 7 ziemlich breiten Zusammenhang der Hinterhirnplatte mit dem G. mesocephalicum eine schmalere Brücke hergestellt, welche sich zu der im Text häufig erwähnten Commissur zwischen G. Gasseri und G. ciliare umgestaltet, die in der Vergl. Anatomie als Radix longa des G. mesocephalicum bekannt ist.

Fig. 9. *Torp. marmorata* (XXXIII 260). Embryo von 8 mm Länge. Vergr. 35. Zeigt dieselben Verhältnisse mit einigen Varianten.

Fig. 10. *Torp. marmorata* (XXXIII 256). Embryo von 8 mm Länge. Vergr. 35. Eine weitere Variante oder Phase des Gliederungsprocesses der Trigeminusplatte.

Fig. 11. *Torp. marmorata* (XXI 645). Embryo von 9,5 mm Länge. Vergr. 35. Dieser Embryo zeigt eine weitere Gliederung der Trigeminusplatte in einzelne Klümpchen, welche als primäre Trochlearisreste (*G.Trochl. 1, 2, 3*) bezeichnet sind. Die Abbildung bringt auch das Lagerungsverhältnis des Facialis-Complexes (*G.Fac.*) zur Anschauung, ferner das G. Gasseri mit seinem vorderen Wurzelfortsatz (*V.W.G.G.*) und dem

R. maxillaris inferior (*R.max.inf.*), dem G. mesocephalicum und der beide Ganglien verbindenden Commissur, sowie dem N. ophthalmicus profundus (*R.ophth.prof.*), welcher in einen ganglienartigen Klumpen (*w*) von Ganglienleistenzellen ausläuft. Ein isolirtes Klümpchen von Ganglienleistenzellen (*v*) liegt seitlich vom Zwischenhirn, oberhalb und vor der Wurzel des Oculomotorius (*Oculom.*).

Fig. 12. *Torp. ocellata* (GAST'sche Sammlung 16). Embryo von 7 mm Länge. Vergr. 35. Auf dieser Abbildung sind die hauptsächlichsten mesectodermatischen Theile der Ganglienleistenproducte gelb punktirt (*Mesect.*) angegeben. Bei *x* sieht man noch den sehr verschmälerten (traditionell für den Ramus dorsalis des Trigeminus angesehenen) primären Trochlearis, der erst später in einzelne Klumpen zerfällt; bei *y* die Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, bei *v*, u. *v*,, Reste der Zwischenhirnplatte.

Fig. 13. *Torp. marmorata* (XXII 844). Embryo von 14 mm Länge. Vergr. 30. Diese Abbildung zeigt die topographischen Beziehungen der Ganglienleisten-Producte des Vorderkopfes bei etwas fortgeschrittener Größe des Embryo und stärkerer Betonung der Hirn- und Kopfbeuge. Die Ganglien und Nerven des Facialis-Complexes haben sich dem G. Gasseri sehr genähert, der R. ophthalmicus major (*N.ophth.major*) greift über die Producte der Hinter- und Mittelhirnplatte im Bogen hinweg, der Oculomotorius (*Oculom.*) zieht vom Boden des Mittelhirns am G. mesocephalicum vorbei an die Muskel-Producte der Prämandibularhöhle hinab, zwei Reste des primären Trochlearis (*G.Trochl.*, u. *G.Trochl.*,,) liegen noch unverbunden an den Seiten des Rautenhirns, und der N. ophthalmicus profundus, das Product der Zwischenhirnplatte, gestaltet sich zu einem Schleimcanalnerven inner- und unterhalb des Ophthalmicus superficialis major aus.

Fig. 14. *Torp. marmorata* (XXII 846). Embryo von 14 mm Länge. Ein ähnliches Stadium mit noch vollständigerer Darstellung der Producte des Facialis-Complexes und der von ihm ausgehenden Nerven. Vergr. 30.

Fig. 15. *Torp. marmorata*. Embryo von 2,5 mm Länge. Vergr. 45. Totalbild der Oberfläche bei kräftiger, einseitiger Beleuchtung bei Lampenlicht mittelst einer Beleuchtungslinse gezeichnet, um die seitlichen Ectoderm-Vertiefungen darzustellen, welche zur Ausbildung der Seitenlinie und der Schleimcanäle des Kopfes führen. Bei diesem Embryo ist noch keine gesonderte Andeutung der Ohrblasen-Vertiefung wahrzunehmen. (Siehe Text pag. 180.)

Fig. 16. *Torp. ocellata*. Embryo von 3,5 mm Länge. Vergr. 45. In derselben Weise wie Fig. 15 gezeichneter Embryo, die Ohrblase ist bereits in leichter Vertiefung angedeutet. (Siehe Text pag. 181.)

Fig. 17. *Torp. ocellata*. Embryo von 5 mm Länge. Vergr. 45. Die Ohrblase ist sehr scharf begrenzt und vertieft, hinter ihr beginnt die Seitenlinie mit der schräg dorso-caudalwärts laufenden Furche für den R. lateralis des Glossopharyngeus und des 1. Vagus-Astes. Vor der Ohrblase sieht man die Vertiefungen und Furchen für die Seitenorgane im Rayon der Facialis-, Trigeminus- und Mesocephalicum-Placoden, die indessen allmählich fast völlig von den Ästen des Facialis aufgesogen werden. (Siehe Text pag. 181.)

Tafel 12.

Varianten in der Anlage des Trochlearis in seinen Beziehungen zu den Resten der Trigeminusplatte bei Embryonen.

Fig. 1. *Torp. ocellata* (XL 738). Länge des Embryo 17,5 mm. Vergr. 60.

Fig. 2. *Torp. ocellata.* Derselbe Embryo auf der andern Seite. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 231.)

Fig. 3. *Torp. marmorata* (XXXIII 321). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 60. Die Ganglien des Facialis, das G. Gasseri und G. mesocephalicum sind durchschnitten wiedergegeben. (Siehe Text pag. 205.)

Fig. 4. *Torp. ocellata* (Samml. des Prof. Mayer). Länge des Embryo 22 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 232.)

Fig. 5. *Torp. marmorata* (XXI 469). Länge des Embryo 17 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 210.)

Fig. 6. *Torp. marmorata* (XXII 784). Länge des Embryo 18 mm. Vergr. 45. Vom Gehirn ist die Ebene des Oculomotorius-Austrittes wiedergegeben, und darauf der Trochlearis mit seinen Ganglienresten und Maschenbildungen, der Obliquus superior, der Obliquus inferior und der Umfang des Bulbus projicirt. (Siehe Text pag. 211.)

Fig. 7. *Torp. ocellata* (XXXIX 693). Länge des Embryo 17 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 229.)

Fig. 8. *Torp. ocellata* (XXXIX 698). Die andre Seite desselben Embryo. *a* u. *b* zwei Fortsätze des G. Gasseri, welche zu dem Plexus des Trochlearis (Rest des Ophthalm. minor?) zu gehören scheinen. (Siehe Text pag. 230.)

Fig. 9. *Torp. ocellata* (XXXIX 684). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 227.)

Fig. 10. *Torp. ocellata* (XXXIX 681). Die andre Seite desselben Embryo. *a* Klumpen von Ganglienleistenzellen, welcher durch faserbildende Zellen zur Maschenbildung des Trochlearis beiträgt, *b* u. *c* Ausläufer eben dieses Klumpens. (Siehe Text pag. 228.)

Tafel 13.

Weitere Darstellung der Differenzirung der Trigeminusplatte zur Bildung des Trochlearis.

Fig. 1. *Torp. ocellata* (XXXVIII 22). Länge des Embryo 6 mm. Vergr. 30. Noch bestehender Zusammenhang der Hinterhirnplatte mit ihrem Ursprungsort in der Mitte der Rückennaht des Medullarrohrs in der Gegend des späteren Isthmus, resp. des Chiasma des Trochlearis. (Siehe Text pag. 221.)

Fig. 2. *Torp. ocellata* (XXXVIII 32). Länge des Embryo 5 mm. Vergr. 30. Dasselbe an einem andern Embryo, bei welchem noch am Hinter- und auf der Grenze des Mittel- und Zwischenhirns kleine Ganglienleistenreste erhalten sind. (Siehe auch Tafel 20 Fig. 12 und Text pag. 189.)

Fig. 3. *Torp. marmorata* (XXXIII 264). Länge des Embryo 7 mm. Vergr. 30. Dasselbe wie die beiden vorigen Figuren, aber mit weiter vorgeschrittenem Zerfall der Trigeminusplatte (primärer Trochlearis) und einigen isolirten Resten derselben und der Mittel- und Zwischenhirnplatte, letztere über dem Dache des Medullarrohres. (Siehe Text pag. 193.)

Fig. 4. *Torp. marmorata* (XXXIII 265). Die andre Seite desselben Embryos, wodurch wiederum die fast regelmäßige Ungleichheit der beiden Antimeren demonstrirt wird. (Siehe Text pag. 193.)

Fig. 5. *Torp. ocellata* (XXXIX 646). Länge des Embryo 12 mm. Vergr. 30. In den drei Klümpchen des primären Trochlearis macht sich bereits das Auswachsen einzelner Zellen behufs Faserbildung geltend. (Siehe Text pag. 223.)

Fig. 6. *Torp. ocellata* (XXXIX 644). Die andre Seite desselben Embryo, auf welcher die beginnende Faserbildung noch deutlicher zu erkennen ist in dem Zusammenhang der kleineren oberen mit dem größeren unteren Klümpchen, welches noch einen Anhang einer peripherischen Faserbildung ventro-frontalwärts zeigt, der aber gleich im Mesenchym aufhört. (Siehe Text pag. 224.)

Fig. 7. *Torp. ocellata* (XXXVIII 63). Länge des Embryo 11 mm. Vergr. 30. Wiederum eine andre Realisation des allmählichen Zugrundegehens der Trigeminusplatte mit längerer Erhaltung des stabförmigen Fortsatzes auf dem G. Gasseri. (Siehe Text pag. 223.)

Fig. 8. *Torp. ocellata* (XXXVIII 196). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 60. Weitere Ausbildung der Reste der Trigeminusplatte zu wirklichem Nervenfaserstrange. (Siehe Text pag. 229.)

Fig. 9. *Torp. ocellata* (XXXVIII 200). Derselbe Embryo von der andern Seite, wodurch wiederum die antimerische Ungleichheit bestätigt wird. (Siehe Text pag. 229.)

Fig. 10. *Torp. marmorata* (XXII 823). Länge des Embryo 19 mm. Vergr. 30. Weitere Darstellung der Concentration und Differenzirung der Reste der Trigeminusplatte zu dem Maschenwerk des Trochlearis. (Siehe Text pag. 212.)

Fig. 11. *Torp. marmorata*. Derselbe Embryo von der andern Seite. Die Ungleichheiten in der Anlage und Ausbildung der Trigeminusplatte sind hier sehr klar dargestellt, worüber Text pag. 214 zu vergleichen ist. Bemerkenswerth ist besonders ein Verbindungsstück zwischen Trochlearis und Oculomotorius bei *a*.

Fig. 12. *Torp. marmorata* (XXI 405). Länge des Embryo 15,5 mm. Vergr. 200. Ein besonders complicirt gegliederter, mit vielfältigen faserartigen Ausläufern versehener Ganglienleisten-Zellklumpen, dessen Querschnitt auf Taf. 17 Fig. 13 dargestellt ist. (Siehe Text pag. 204.)

Fig. 13. *Torp. marmorata*. Derselbe Embryo auf der andern Seite, wo der Stamm des Trochlearis viel verästelter als auf Fig. 12, aber ohne jede Verbindung mit dem isolirten Ganglienleisten-Zellklumpen gefunden wird. (Siehe Text pag. 204.)

Fig. 14. Zeigt das Situationsbild von Fig. 12 bei 30facher Vergrößerung.

Tafel 14.

Zur Chiasma-Bildung.

Fig. 1. *Torp. ocellata* (XL 12). Länge des Embryo 12 mm. Vergr. 360. Querschnitt durch den Isthmus. *a*, *b*, *c*, *d* Theile der auf resp. über das Medullardach sich erstreckenden Elemente der Trochlearis-Anlage. (Siehe Text pag. 238.)

Fig. 2—4. *Torp. ocellata* (XL 55). Länge des Embryo 13 mm. Vergr. 360. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch den Isthmus. Das Chiasma ist im allerersten Anfang seiner Bildung begriffen. Auf Fig. 2 sieht man bei *a* auf beiden Seiten eine Kettenfaser mit den charakteristischen langen cylindrischen Kernen; diejenige der rechten Seite ist auf Fig. 3 sehr viel deutlicher, während erst Fig. 4 kernlose Fasern (*b*) quer durch das Dach des Medullarrohres gehend erkennen lässt, und bei *a* eine feine plasmatische, wellenförmig gebogene Faser über dem Medullardach zu sehen ist. Auf dem folgenden Schnitt, der deshalb nicht abgebildet ist, findet man keine Spur von Chiasmafasern mehr. (Siehe Text pag. 240.)

Fig. 5. *Torp. ocellata* (XL 17). Länge des Embryo 15 mm. Vergr. 360. Querschnitt durch den Isthmus, in welchem noch keine das Medullardach selbst durchsetzende Chiasmafaser zu erkennen ist, wohl aber die mit *a* bezeichnete, ober- und außerhalb des Medullardachs sich von der Trochlearis-Anlage (*b*) der einen zur andern Seite hinüberziehende, mit mehrfachen cylindrischen Kernen (*c*) versehene Kettenfaser. (Siehe Text pag. 242.)

Fig. 6. *Torp. ocellata* (XL 5). Länge des Embryo 13 mm. Vergr. 360. Querschnitt durch den Isthmus. Obwohl dieser Embryo — ebenso wie die auf Fig. 1—4 dargestellten — kleiner ist, als der von Fig. 5, ist das Chiasma doch schon mehrfaserig. Bei *a* sieht man die constituirenden, in vielfachen Schichten übereinander liegenden Medullarzellen, bei *b* die Ausläufer der Trochlearis-Kettenfaserzellen, bei *c* die Chiasmafasern. (Siehe Text pag. 241.)

Fig. 7. *Torp. ocellata* (XL 978). Länge des Embryo 14 mm. Vergr. 360. Horizontalschnitt durch den Embryo, wodurch der Isthmus als Schrägschnitt erscheint, und die Chiasmafasern in größerer Zahl nebeneinander erscheinen. Bei *b* die Trochlearis-Kettenfasern. (S. Text pag. 241.)

Fig. 8. *Torp. ocellata* (XL 994). Länge des Embryo 12 mm. Vergr. 360. Horizontalschnitt durch den Isthmus, um die auf der linken Seite außerhalb und über dem Dach laufende, isolirte Faser *b* zu illustriren. (Siehe Text pag. 238.)

Fig. 9. Derselbe Embryo. Ein kurzes Stück (auf der Figur 10 mit *a* bezeichnet!) des Trochlearisstranges. Vergr. 780. *a* u. *b* bezeichnen zwei der charakteristischen langen cylindrischen Kerne, die im Plasma liegen, welches bereits eine Differenzirung begonnen hat, wie der hellere Innencylinder anzeigt. Die Faser zeigt deutlich ihre Gestalt als bandförmige Kettenfaser.

Fig. 10. Derselbe Embryo. Situationsbild. Vergr. 45. Zeigt das Medullarrohr mit dem Beginn des Chiasma und des Trochlearisstranges; bei *a* die auf Fig. 9 in starker Vergrößerung gegebene Kettenfaser. (Siehe Text pag. 238.)

Fig. 11. *Torp. ocellata* (XLI 220). Länge des Embryo 22 mm. Vergr. 450. Schrägschnitt parallel der Ebene des Trochlearisstranges, welcher einen Theil des Isthmus darstellt, in welchem neben den Fasern des eintretenden Trochlearis (*b*) auch intramedulläre Fasern (*a*) zu erkennen sind, welche sich aus dem seitlich gelegenen Bezirk des Isthmus dorsalwärts den Fasern des Chiasma zuwenden und vielleicht die »Wurzelfasern« des anderseitigen Trochlearis darstellen.

Fig. 12. Situationsbild der vorhergehenden Figur. Der durch Punkte eingeschlossene Raum entspricht der Figur 11.

Fig. 13. *Torp. ocellata* (XLI 107). Länge des Embryo 13 mm. Vergr. 160. Schrägschnitt parallel der Ebene des Trochlearis-Stranges, dessen zahlreiche Kettenfaser-Kerne bemerkenswerth sind.

Fig. 14 u. 15. Derselbe Embryo. Die Einmündungsstellen des Trochlearis auf beiden Seiten, auf Fig. 14 eine in den Lauf des Trochlearis eingeschaltete Mitose zeigend.

Tafel 15. 16.

Fig. 1. *Torp. ocellata* (XL 87). Länge des Embryo 13 mm. Vergr. 440. Zeigt das Stück einer Bandfaser eines der distalen Trochlearis-Zweige, mit drei Kernen (*b*, *b*, *b*).

Fig. 2. Derselbe Embryo. Einer der Zellklumpen der Trigeminusplatte, der bei *a* histolytische Zerfallproducte aufweist.

Fig. 3. *Torp. ocellata* (XLI 127). Länge des Embryo 13.5 mm. Vergr. 440. Stellt ein Stück des proximalen Trochlearis-Stranges dar, welcher bei *a* und *b* die deutliche Scheidung zweier nebeneinander laufenden Fasern erkennen lässt. Bei *c* sieht man eine einzelne Kettenfaser mit zwei Kernen.

Fig. 4—9. *Torp. ocellata* (XL 70). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 360. Diese fünf Schnitte zeigen ein Trochlearis-Ganglion (*a*) (Ganglienleistenklumpen der Trigeminusplatte), an welches der proximale Strang des Trochlearis (*c*) sich anlagert, ohne von ihm Fasern oder Zellen aufzunehmen. Die drei Schnitte Fig. 4—6 folgen aufeinander, dann fallen bei Fig. 7 zwei Schnitte aus, und es zeigt sich auf den weiteren Schnitten histolytische Auflösung, zugleich aber bei den äußersten Schnitten (Fig. 8 u. 9) Fortsetzung des Ganglions in zwei abrupt im Mesenchym endigende Versuche zu Faserbildungen (Fig. 9*a* u. *b*).

Fig. 10. *Torp. ocellata* (XLI 107). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 440. Dieser Embryo zeigt eine Monstrosität, insofern aus einem Zellhaufen (*b*), welcher dem proximalen Trochlearisstrang anlagert, ein dicker, gewundener plasmatischer Strang ausgeht und in den benachbarten Randschleier des Isthmus eindringt.

Fig. 11 u. 12. *Torp. ocellata* (XLI 116). (Derselbe Embryo wie Fig. 10.) Vergr. 780. Zwei Schnitte, welche die den Trochlearisstrang bildenden Fibrillen (*a*) deutlich erkennen lassen, denen die ursprünglichen Kerne der aus der Trigeminusplatte hervorgegangenen Ganglienleistenzellen noch anliegen u. z. R. bei *c* als Scheidenzellen angesprochen werden können.

Fig. 13. *Torp. ocellata* (XLI 151). Länge des Embryo 17,5 mm. (Vermuthungsweise halte ich diesen Embryo trotz seiner Größe nicht für älter, als andere, die nur 16 mm Länge erreicht haben.) Vergr. 440. Isolirte Kettenfasern, welche im Mesenchym neben Ganglien- und Fasersträngen gefunden werden und keinen Zusammenhang mit ihnen erkennen lassen.

Fig. 14. Derselbe Embryo. Vergr. 360. Aus einem der Trochlearisganglien hervortretender distaler Ast (*f*), der sich über dem sich verdichtenden bindegewebigen Orbitalwulst (*e*) in zwei Zweige (*d*) und (*b*) spaltet. Der eine Zweig (*b*) geht über und außen von dem Muskelbauch des Obliquus superior (*Obl.sup.*) weiter, der andere (*d*) endet abrupt im Mesenchym.

Fig. 15. *Torp. ocellata* (XLI 161). Länge des Embryo 17 mm. Vergr. 470. Darstellung des zweiten distalen Astes. Aus einem Zellklumpen der Trigeminusplatte geht ein bereits Fibrillen (*d*) aufweisender Ast hervor, verbindet sich mit einem andern ähnlichen Faserstrange des Trochlearis und geht nach dem Augenball zu, wo er sich aber plötzlich bei *a* stark verschmälert und nur mit wenigen, fibrillenlosen rein plasmatischen Zellen (*b*) fortsetzt, um schließlich in einer einzigen Faser mit Kern (*c*) zu enden.

Fig. 16. *Torp. ocellata* (XLI 201). Länge des Embryo 16 mm. Vergr. 780. In einem schon mit Fibrillen ausgestatteten Stücke des Trochlearis sieht man bei *a* eine Mitose, welche mit zwei Fibrillen in directem Zusammenhange zu stehen scheint. Bei *b* Scheidenzellen.

Fig. 17. Derselbe Embryo. Vergr. 480. Diese Abbildung soll die Anlage eines Zweiges veranschaulichen, wie sie durch senkrecht auf die Längsachse gestellte, in Form einer Pyramide geordnete Scheidenzellen (*a*) herbeigeführt wird. Daneben läuft der fibrilläre Theil des Trochlearis (*b*) weiter.

Fig. 18. Derselbe Embryo. Vergr. 480. Ein vielzelliger Ausläufer desselben Trochlearisstranges, der als solcher abrupt im Mesenchym endet, aber mehrfache Mitosen aufweist.

Tafel 17.

Fig. 1—4. *Torp. ocellata* (XLI 151). Länge des Embryo 17,5 mm. Vergr. 440. Schnitte durch einen der Trochlearis-Ganglienklumpen, um die Beziehungen der durchlaufenden Faser- und Fibrillenbahnen zu dem Klumpen zu illustriren. Die durchlaufende Faserbahn ist mit *a* bezeichnet; man sieht sie auf Fig. 1 oberhalb des Ganglienklumpens eintreten, auf Fig. 2 u. 3 daneben verlaufen, d. h. durch die Rindenzellen des Klumpens, und bei Fig. 4 wiederum austreten. Bei *b* dagegen sieht man plasmatische Fortsätze aus dem Ganglienklumpen austreten, und zwar auf Fig. 1 centralwärts, auf Fig. 4 peripheriewärts gerichtet.

Fig. 5. *Torp. marmorata* (XXI 459). Länge des Embryo 17,5. Vergr. 440. Sagittalschnitt aus fünf Schnitten combinirt. zum Beweise, dass aus dem Ganglion herstammende, dort autochthon gebildete Fasern (*a*) sich den Fasern und Fibrillen des eigentlichen Trochlearisstranges (*Trochl.*) beimischen. (Siehe Text pag. 210.)

Fig. 6—8. Derselbe Embryo auf der andern Seite. (Vergl. auch Taf. 22 Fig. 5.) Fig. 8 (Vergr. 88) zeigt die Lage der Ganglien zu einander und zum Trochlearisstrange; Fig. 6 (Vergr. 175) beweist, dass Fasern aus dem Ganglion (*a*) sich dem Faserstrange des Trochlearis (*b*) beimischen; Fig. 7 (Vergr. 175) zeigt dasselbe. (Siehe Text pag. 210.)

Fig. 9 u. 10. *Torp. marmorata* (XXII 791). Länge des Embryo 18 mm. Vergr. 440. Stellt Ansätze (*a*) zur Zweigbildung auf dem Trochlearis-Strange dar. (Siehe Text pag. 211.)

Fig. 11 u. 12. *Torp. marmorata* (XXII 851). Länge des Embryo 17 mm. Vergr. 440. Zweig- und Maschenbildung durch Plasma-Ausläufer von Kettenfasern und isolirten Ganglienleistenzellen (*a*).

Fig. 13 u. 14. *Torp. marmorata* (XXI 405). Länge des Embryo 15,5 mm. Vergr. 360. Zwei Schnitte durch das auf Taf. 13 Fig. 12 u. 14 abgebildete Trochlearis-Ganglion, um die Scheidung der Rinden- und Central-

zellen-Bezirke und den Zusammenhang (*a*) der ersteren mit der Faserbahn des Trochlearis (*Trochl.*) zu zeigen. Bei *b* geht ein Ausläufer dorsalwärts ab, endet aber blind im Mesenchym, bei *c* geht ein peripherischer Ausläufer ab, der gleichfalls nach mehrfacher Verzweigung blind endet. *C.Z* centrale Zellmasse. Fig. 13 (405 II 4) liegt der Peripherie näher und ist bei geringerer Vergrößerung (250) gezeichnet als Fig. 14 (406 I 1), welche durch den Mittelpunkt des Ganglion geht und 360mal vergrößert ist. (Siehe Text pag. 204.)

Fig. 15. *Torp. marmorata* (XXI 357 I 9). Länge des Embryo 17 mm. Vergr. 780. Zeigt die im Innern des Trochlearis verlaufenden Fasern oder Fibrillen, über welchen bei *a* eine zur Mitosenbildung sich anschickende Scheidenzelle liegt.

Fig. 16 u. 17. *Torp. marmorata* (XXII 847 III 10). Länge des Embryo 14 mm. Zeigt den stabförmigen Rest der Hinterhirnplatte auf der Commissur zwischen G. Gasseri und G. mesocephalicum, der sich in zwei Ganglien des Trochlearis fortsetzt, die indess hier nicht gezeichnet sind. Man sieht im Innern der Commissur die Faserstränge (*a*) bereits angelegt, während die Randzellen (*b*) noch keine Faserung erkennen lassen, aber mit dem stabförmigen Gebilde (*c*) in Zusammenhang stehen, welches bereits autochthone Faserung erkennen läßt, die nicht mit der der Commissur in Zusammenhang steht. Fig. 17 Vergr. 330, Fig. 16 Situationsbild, Vergr. 30. (Siehe Text S. 202.)

Tafel 18.

Alle Figuren beziehen sich auf *Torpedo marmorata*. Die Figuren 1, 2, 3a, 4a, 5a, 6a, 7a, 8a, 9a stellen Projectionen von Sagittalschnitten dar, um daran die gegenseitige Lagerung der Ganglien des Facialis, Gasseri und der Trochlearis-Ganglien zu erläutern. Die hellgraue Schnittebene durch das Hirn entspricht der Sagittalebene der Oculomotoriuswurzeln, die dunklere etwa der der Trigeminus- und Facialiswurzeln. Die Trochlearisganglien sind aus den verschiedenen Schnitten reconstruirt. Die entsprechenden Figuren 3b, 4b, 5b, 6b, 7b, 8b, 9b und c stellen die 440mal vergrößerten Trochlearis-Ganglien und die von ihnen ausgehenden, wahrscheinlich sensiblen Faserstränge dar.

Fig. 1. Zeigt die Reste des primären Trochlearis, wie er sich vom G. Gasseri (Trigeminus-Neuromeren) an den Trochlearis-Neuromeren entlang darstellt. Embryo 12 mm. XXXIII 200. Vergr. 20.

Fig. 2. Zeigt dasselbe, aber mit dem G. Gasseri ist auch das G. mesocephalicum in Zusammenhang, an welchem der Oculomotorius vorbeizieht, dem es Scheidenzellen liefert; von der' beide Ganglien verbindenden Commissur geht der primäre Trochlearis ab. Embryo XXXIII 223. 11 mm lang. Verg. 30.

Fig. 3*a*. Zeigt bereits den eigentlichen Trochlearis, daneben den Rest eines Trochlearis-Ganglion. Embryo XXI 355—359. 17 mm lang. Vergr. 20.

Fig. 3*b*. 440malige Vergrößerung des Trochlearis mit deutlichen von Ganglienzellen ausgehenden sensiblen Fibrillen. Vergr. 440.

Fig. 4*a*. Lässt erkennen, dass der Rest des Trochlearis-Ganglion in homologer Lage zu den vorhergehenden G. Gasseri und Facialis liegt. Embryo XXII 854—857. 17 mm lang. Vergr. 20.

Fig. 4*b*. 440mal vergrößertes Trochlearis-Ganglion mit sensiblen Fibrillen im Innern.

Fig. 5*a*. Zeigt den Trochlearis im Zusammenhang mit einem hinter ihm gelegenen Trochlearis-Ganglion, wie er im Text pag. 212 beschrieben ist. Embryo XXII 826—828. 19 mm lang. Vergr. 20.

Fig. 5*b*. 440mal vergrößertes Trochlearis-Ganglion mit dem von ihm abgehenden sensiblen Nervenstrang.

Fig. 6*a*. Zeigt den Trochlearis eines 17 mm langen Embryos (XXI 363—367) mit einem Ganglion, welches er durchzieht, wobei er sich in zwei Zweige theilt (Vergr. 20). Zwischen ihm und dem G. Gasseri liegt ein isolirtes Ganglion mit sensiblem Faserstrang, das auf

Fig. 6*b*. 440mal vergrößert ist mit seinem distalen Faserstrang, während

Fig. 6*c*. den proximalen Faserstrang zeigt. Da beide völlig vom eigentlichen Trochlearis getrennt sind, können die Fibrillen nur sensibler Natur sein. Vergr. 440.

Fig. 7*a*. Zeigt den Trochlearis eines 20 mm langen Embryo (XXII 867—869) mit dem seriatim dem Ganglion des Facialis und Trigeminus zu homologisirenden Trochlearisganglion, welches eigne Fasern bildet, die im Mesenchym fortschreiten, aber plötzlich aufhören, wie im Text pag. 216 dargestellt ist. Vergr. 20.

Fig. 7*b*. Zeigt diesen aus dem Trochlearisganglion abgehenden Strang bei 440-facher Vergrößerung.

Fig. 8*a*. Zeigt die Verhältnisse auf der andern Seite desselben Embryos, wie sie im Text pag. 215 beschrieben sind.

Fig. 8*b*. Zeigt die aus dem betr. Trochlearisganglion abgehenden Fasern 440 vergr.

Fig. 9*a*. Bildet die Verhältnisse des 18 mm langen Embryo (XXII 787—788) ab, welche Lage und sensible Faserbahnen des Trochlearis-Ganglions am deutlichsten zeigen. Text pag. 211.

Fig. 9*b* u. *c* sind 440fache Vergrößerung des auf 9*a* dargestellten Verhältnisses; Fig. 9*b* ist das Ganglion; Fig. 9*c* der von ihm ausgehende sensible Faserstrang, der sich dem eigentlichen Trochlearis beimischt.

Tafel 19.

Die Abbildungen beziehen sich sämmtlich auf Embryonen von *Mustelus laevis* und sollen die Entwicklung des Ophthalmicus minor erläutern.

Fig. 1. Embryo von 4 mm (XXVIII 620). Vergr. 55. Reconstruction der Vorderkopf-Ganglienleistenplatte nach Sagittalschnitten, auf die Medianebene des Gehirns projicirt. Vom Auge ist der Schnitt eingezeichnet, welcher der größten Ausdehnung der periophthalmen Ganglienleistenpartie entspricht.

Die folgenden Fig. 2—13 geben Reconstructionen nach Sagittalschnitten wieder, welche, in eine Ebene projicirt, die Bildung des Ophthalmicus minor erläutern sollen, von dessen Kettenfasern der Trochlearis seine Scheidenzellen empfängt. In diesen Figuren sind das Ganglion des Facialis mit dem von ihm ausgehenden Ophthalmicus superficialis major, ferner die laterale Partie des Ganglion Gasseri mit dem von ihr ausgehenden Ophthalm. superficialis minor dunkelgelb, dagegen die innere Partie des G. Gasseri mit der von ihr ausgehenden

Commissur, dem Gangl. mesocephalicum und dem Ophthalmicus profundus mattgelb gefärbt.

Fig. 2. Embryo von 7 mm (XXIX 964). Vergr. 95. Zeigt über den punktirten Conturen der Mandibularhöhle die Trigeminusplatte mit dem primären Trochlearis, der Commissur und dem G. mesocephalicum, von welchem ein Zellstrang an die Ectoderm-Einsenkung geht, aus welchem später die Placoden entstehen.

Fig. 3. Embryo (XXIX 982) 11 mm. Vergr. 95. Zeigt den Beginn des Ophth. minor, der an das Ectoderm geht, als wollte er zu einem Schleimcanalnerven werden. Der Verbindungsstrang vom G. mesocephalicum an das Ectoderm hat sich sehr vergrößert.

Fig. 4. Embryo (XXIX 987, IV und 988 I) 12,5 mm. Vergr. 60. Zeigt das ganze Ganglion des Facialis mit dem Acusticus und Ophth. major; es hat sich dem G. Gasseri bereits sehr genähert. Von dem äußeren Theile des letzteren sieht man zwei Ausläufer, Ophth. minor, ausgehen.

Fig. 5. Embryo (XXIX 769, IV und 770 I) 14 mm. Vergr. 60. Weitere Entwicklung des Ophth. minor, netzartige Verbindung seiner Basis.

Fig. 6. Embryo (XXIX 1016, I) 14,5 mm. Vergr. 60. Weitere Entwicklung des Ophthalmicus minor und seiner Äste.

Fig. 7. Embryo (XXIX 1019 u. 1020) 14,5 mm. Vergr. 60.

Fig. 8. Embryo (XXVIII 722 u. 723) 18 mm. Vergr. 60.

Fig. 9. Embryo (XXIX 776) 18 mm. Vergr. 60.

Fig. 10. Embryo (XXIX 804 u. 805) 18 mm. Vergr. 60. Zeigt den absteigenden Trochlearis und lässt erkennen, wie die Commissur zwischen G. Gasseri und mesocephalicum sich immer mehr verdickt und verkürzt, während zugleich der Zellstrang zur Ectodermeinstülpung sich verlängert.

Fig. 11. Embryo (XXIX 861 u. 862) 18 mm. Vergr. 60. Zeigt den Ophth. minor, wie er sich dem Obliquus superior nähert, dabei aber aufsteigende Äste dem absteigenden Trochlearis entgegenschickt. Der Zellstrang vom G. mesocephalicum zur Ectoderm-Einstülpung ist zerrissen, so dass nun die Bildung der Placoden beginnt.

Fig. 12. Embryo (XXIX 786 u. 787) 20 mm. Vergr. 60. Zeigt die verschiedenen Äste des Ophth. minor. Der Zellstrang vom G. mesocephalicum ist noch nicht zerrissen, löst sich aber vom Ectoderm ab.

Fig. 13. Embryo (XXIX 849 u. 850) 21,5 mm. Vergr. 60. Zeigt, wie der Ophth. major den Ophth. minor fast verdeckt; dem letzteren sieht man eine Placode des G. mesocephalicum anliegen.

Fig. 14. Embryo (XXVIII 738 u. 739) 20 mm. Vergr. 95. Horizontal-Querschnitt, um die Verbindungen des Trochlearis mit dem Ophth. minor zu illustriren, zu denen sich noch die mit einem Nerven einer Placode gesellt. Zwischen Ectoderm und dem Placodennerven sind Ophth. major- und Ophth. minor-Stämme durchschnitten.

Tafel 20.

Fig. 1—4 gehören zu *Mustelus vulgaris* und zeigen die Metamerie des Rautenhirns.

Fig. 1. Embryo (XXVII 776) 3,5 mm. Vergr. 95. Horizontalschnitt durch die Gegend der Ohrblase mit dem Facialis-Ganglion.

Fig. 2. Embryo (XXVII 523) 4 mm. Vergr. 60. 2*a* Sagittalschnitt durch die Median-Ebene des Embryos. 2*b* Sagittalschnitt durch eine Seitenebene, um die Wölbungen der Rautenhirn-Neuromere zu demonstriren.

Fig. 3. Embryo (XXVII 773) 5 mm. Vergr. 60. Horizontalschnitte. 3*a* dorsaler (773 I, 11), 3*b* etwas tiefer geführt (773 II, 1). Zeigt die Ohrblase und die Ganglien des Glossopharyngeus, Facialis und Gasseri neben den entsprechenden Neuromeren.

Fig. 4. Embryo (XXVII 771, II 7) 6 mm. Vergr. 60. Zeigt, wie die Ohrblase sich ausdehnt und allmählich zwei Neuromeren anliegt, deren Ganglien (Fac. u. Glossoph.) nach vorn und hinten weggedrängt werden.

Fig. 5*a*. Embryo von *Scyllium canicula* (XXXVII 761). Vergr. etwa 130. Zeigt eine Anomalie, insofern an der Bildung des Ophth. minor sich ein Rest der Trigeminusplatte beteiligt, der mit einem Trochlearis-Ganglion, wie sie bei *Torpedo* existiren, homolog sein dürfte und seiner Lagerung nach mit einem solchen übereinstimmt. Er betheiligt sich an derg Netzbildung der Ophth. minor-Zweige, die den Ophth. major umfassen. Zwei Placoden des G. mesocephalicum liegen darunter.

Fig. 5*b*. Zeigt dies Ganglion bei 440facher Vergrößerung, wie es von Nervenfasern durchzogen ist.

Fig. 5*c*. Zeigt, wie sich diese Fasern spalten zu dem Netz. Vergr. 440.

Fig. 6*a* u. 6*b*. Embryo von *Heptanchus griseus* (XXV 79 u. 83 II) ca. 14 mm. Vergr. 60. Zeigt das Netzwerk des Ophth. minor auf beiden Seiten des Embryo.

Fig. 7. Embryo von *Pristiurus* (XXXIV 748 u. 749). Sagittalschnitt-Reconstruction, um die Verästelung des Ophth. minor-Ursprungs zu zeigen. Vergr. 90.

Fig. 8. Embryo von *Scyllium canicula* (XVI 928). Vergr. etwa 130. Zeigt eine 2. Anomalie. Die Ausbildung eines normalen Ophth. major ist unterblieben, dagegen haben sich besondere Schleimcanaläste vom G. Gasseri entwickelt, welche an ectodermale Sinnesorgane gehen, wodurch angedeutet wird, dass vielleicht ehemals der Ophth. minor selber Schleimcanaläste erzeugte.

Fig. 9. Embryo von *Mustelus laevis* (XXIX 940) 23 mm. *a*. (940 I, 2—4.) Vergr. 360. Zeigt eine nach außen abgehende Kettenfaser, die sich vom Trochlearisstrang abzweigt und parallel demselben läuft. (Siehe Text pag. 271.) 9*b*. (940 I, 7—9.) Vergr. 360. Eine zweite rücklaufende Kettenfaser von demselben Trochlearis näher dem Chiasma. (Siehe Text S. 270.) 9*c*. Situationsbild der beiden vorstehenden Figuren. Vergr. 36.

Fig. 10. Derselbe Embryo. Vergr. 95. Schrägquerschnitt, um den Zusammenhang des Trochlearis, der sich in zwei Äste getheilt hat, mit dem Ophth. minor zu zeigen.

Fig. 11. Embryo von *Mustelus laevis* (XXIX 928, III 1—3) 23 mm. Vergr. 95. Schrägquerschnitt, um einen Nervenausläufer einer der G. mesocephalicum-Placoden zu zeigen, der über den Obliquus superior hinwegzieht.

Tafel 21.

Alle Figuren beziehen sich auf *Mustelus vulgaris*.

Fig. 1. Embryo (XXVII 512, I 4—7) 10 mm lang. Vergr. 95. Projection von 4 Horizontalschnitten in eine Ebene, zeigt das G. Gasseri, vorn auf seiner

Außenseite die Anlage des Ophthalmicus minor, innen davon nach vorn verlaufend den strangförmigen Rest einer Verbindung mit dem Medullarrohr. (Siehe Text pag. 280.)

Fig. 2—6. Flächen-Projectionen nach Sagittalschnitten, welche die verschiedenen Verästelungen des Ophthalmicus minor zeigen. Zur Orientierung sind das Ganglion Facialis (*G.Fac.*) und mesocephalicum (*G.mesoc.*) und dessen Beziehungen zum Ectoderm ebenfalls in Projection angegeben. Als Projectionsebene des Facialis ist etwa die Schnittebene angenommen, auf der der Ophthalmicus major (*Ophth.maj.*) frontal abgeht; vom Ganglion Gasseri ist (dunkelgelb) die Schnittebene, in der die Ophthalmicus minor-Äste das Ganglion verlassen, auf den Schnitt (hellgelb) projicirt, in dem die Trigeminus-Mesocephalicum-Commissur liegt.

Fig. 2. (XXVII 553 III + 554 I + II) 14 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 281.)

Fig. 3. (XXVII 561 I + II) 15 mm. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 281.)

Fig. 4. (XXVII 572 III + IV + 573 I + II) 16 mm. Vergr. 60. Vorbereitung zur Placodenbildung des G. mesocephalicum.

Fig. 5. (XXVII 580 I + II + III + IV) 17 mm. Vergr. 60. Ablösung des Verbindungsstranges der G. mesocephalicum von dem Ectoderm.

Fig. 6. (XXVII 604 III + IV + 605 I + II) 20 mm. Vergr. 60. Zwei Placoden sind bereits aus dem Verbindungsstrange gebildet, der sich vom Ectoderm zurückzieht. (Siehe Text pag. 283.)

Fig. 7. (XXVII 654—660) 23 mm. Vergr. 45. Giebt eine Projection verschiedener Horizontal-Schnitte wieder, in denen Trochlearisfasern der linken Seite und die Austrittsstelle von Trochlearisfasern auf der rechten Seite liegen. Rechts treten unterhalb des austretenden rechten Trochlearis (*Troch.*) aus dem Randschleier 2 Fasern, *a* und *b*, die dorsalwärts verlaufen. *b* scheint bald zu endigen, *a* lässt sich über dem Dach des Isthmus und auf der linken Seite bis auf die untere Hälfte der Medulla verfolgen; *a* und *b* sind kernlos. Der linke kernlose Trochlearis fasert sich seitlich von der Mitte der Medulla auf, seine Fasern treffen auf kernhaltige Kettenfasern. Im unteren Teil der Figur liegen die Querschnitte des Ophth. maj., der Äste des Ophth. min. und des Oculom. (Siehe pag. 289.)

Fig. 8a u. 8b. (XXVII 687, III 8 und III 9) 24 mm. Vergr. 440. Beide Schnitte zeigen Kerne, die offenbar aus dem Medullarrohr zwischen die Trochlearisfasern getreten sind. (Siehe Text pag. 293.)

Fig. 9a, b, c. (XXVII 688, I 2 u. 688 I 6 + 7) 24 mm. Vergr. 360. (Siehe Text pag. 294.

Fig. 9a zeigt kernlose Trochlearisfasern zwischen Mesenchymzellen (*Mes.*).

Fig. 9b. Eine kernlose Trochlearisfaser (*Troch.*) geht in einen aufsteigenden kernhaltigen Ophth. min.-Zweig über.

Fig. 9c. Aufsteigende Ophth. min.-Zweige, die ihrem Volumen nach den absteigenden Trochlearis (Fig. 9a) weit übertreffen.

Fig. 10. *a* (XXVII 701, IV 9) 25 mm. Vergr. 440. *b* (701, IV 9) Vergr. 95. *c* (701, IV 3) Vergr. 95. (Siehe Text pag. 296.)

Fig. 10a zeigt einen dicken kernhaltigen Ophth. min.-Zweig, der in den oberen Teil des Medullarrohrs eindringt und seine plasmatischen Fasern ausbreitet.

Fig. 10*b*. Übersichtsbild. Fig. 10*c*. Übersichtsbild über das Chiasma, das 10 Schnitte vor dem in Fig. 10*a* abgebildeten Schnitt liegt.

Fig. 11*a* u. 11*b*. (XXVII 702, II 2, III) 25 mm. Vergr. 95. Horizontalschnitte, die Querschnitte durch den Ophth. major und minor und von dem letzteren abgehende aufsteigende Dorsaläste zeigen. In Fig. 11*b* ein Rest der Mesocephalicum-Placode (*Plac.*) zwischen Ectoderm und Obliquus superior. (Siehe Text pag. 297.)

Tafel 22.

Fig. 1. *Raja batis* (IV 215) 4,5 mm lang. Sagittalschnitte. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 371.) 1 *a* (215, I + II). Die Vorderkopf-Ganglienleiste ist auf den Medianschnitt projicirt. 1*b* (215, II 5). Seitlicher Schnitt durch die Vorderkopf-Ganglienleiste und das Neuralrohr, das die Neuromeren durch Ausbuchtungen zeigt.

Fig. 2. *Raja batis* (IV 188, I 9—16) 4,5 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Vergr. 60, Wie Fig. 1*b*. (Siehe Text pag. 372.)

Fig. 3. *Raja batis* (IV 187, III 8—19) 4,5 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Vergr. 60. Wie Fig. 1*b*. (Siehe Text pag. 372.)

Fig. 4. *Raja batis* (IV 190) 5 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 373.) 4*a* (190 I). Reconstruction der Vorderkopf-Ganglienleiste, projicirt auf einen Schnitt durch das Hirn, der die Neuromerenausbuchtungen zeigt. — 4*b* (190, II 3). Seitlicher Schnitt durch das Hirn, die Neuromeren zeigend.

Fig. 5. *Raja batis* (IV 189, I + II 1—3) 6 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Vergr. 60. Projection der reconstruirten Vorderkopf-Ganglienleiste auf einen seitlichen Schnitt durch das Hirn. (Siehe Text pag. 374.)

Fig. 6. *Raja batis* (VI 317, I + II comb.) 8,1 mm lang. Combinirte Sagittalschnitte. Vergr. 60. Reconstruction der Vorderkopf-Ganglienleiste, die Beziehungen der Trigeminuswurzel zu den beiden Trigeminusneuromeren zeigend. (Siehe Text pag. 375.)

Fig. 7. *Raja batis* (VI, 375) 11 mm lang. Sagittalschnitte. Vergr. 60. (Siehe Text pag. 375.) 7*a* (375. I 13). Der Schnitt zeigt die netzförmig aufgelöste Trigeminusplatte, Ganglion Gasseri, Anlage des Ganglion mesocephalicum und den vorderen Theil der zu Mesectoderm werdenden Kopfganglienleiste. — 7*b* (375, II 2). Zeigt Ganglion Gasseri und die netzförmig aufgelöste Hinterhirnplatte. — 7*c* (375, II 10). Schnitt in der Ebene der Trigminus-Wurzeln, deren Beziehungen zu den beiden Trigeminusneuromeren zeigend. (Siehe Text pag. 161.) — 7*d* (375, IV 4). Seitlicher Schnitt durch das Hirn, der die einzelnen Neuromeren zeigt. (Siehe Text pag. 161.)

Fig. 8. *Raja batis* (VI 385) etwa 16 mm lang (?). Sagittalschnitte. Vergr. 35. (Siehe Text pag. 161.) 8*a* (385, I 4). Schnitt durch das Hirn, zeigt die Neuromeren. 8*b* (385, II 8). Schnitt durch das Hirn, zeigt die Neuromeren.

Fig. 9. *Raja batis* (VI 302) 21 mm lang. Sagittalschnitte. 9*a* (302, I 3—5). Vergr. 60. Beziehung der Trigeminus-Wurzeln zu den Trigeminusneuromeren. — 9*b* (305, II 6). Vergr. 35. Zeigt den netzförmigen Rest der Hinterhirnplatte.

Fig. 10. *Galeus canis* (VII 2, III + IV) 8 mm. Vergr. 60. Auf einen Schnitt durch das Hirn sind Trochlearis-Ganglion 1 und 2, Ganglion Gasseri mit

G. mesocephalicum und ein Schnitt durch das Facialis-Acusticus-Ganglion projicirt. Außerdem ist der etwa in der Ebene der Trigeminus-Wurzel liegende Schnitt durch das Hirn (dunkel gehalten) wiedergegeben. (Siehe Text pag. 369.)

Fig. 11. *Torpedo marmorata* (XXI 483) 21 mm. Combinirte Horizontalschnitte. Vergr. 30. Zeigt den Trochlearisstamm und ein Trochlearisganglion, von dem aus Fasern proximal in den Trochlearisstamm übergehen; distale Fasern entsendet das Ganglion nicht.

Fig. 12. *Torpedo marmorata* (XXI 378) 14 mm. Combinirte Horizontalschnitte. Vergr. 30. Der Schnitt zeigt das Facialis-Acusticus-Ganglion, Trigeminus-Ganglion und auf der linken Seite 1, rechts 2 Trochlearisganglien. (Vergl. Textfigur pag. 196.)

Inhalts-Verzeichnis.

Sulla sessualità dei Protodrili.

Nota del

Dott. Umberto Pierantoni
Conservatore del Museo Zoologico in Napoli.

Lavorando da circa due anni presso la Stazione Zoologica di Napoli ad una monografia del genere *Protodrilus*, ebbi occasione di rinvenire in frequenti ricerche di materiale, oltre ad alcune specie nuove, quasi tutte le specie già note di detto genere, e potei con osservazioni regolarmente condotte durante il periodo della maturità, ricostruire i fenomeni della sessualità di questi animali, sui quali solo rare ed incomplete notizie furono date fino ad ora, or sull' una, or sull' altra delle poche specie descritte. La natura di questi fenomeni è tale che induce facilmente in inganno chi disponga solo a sbalzi di materiale, potendosi trovare talora individui provvisti di elementi sessuali di un sol sesso, tal' altra di ambedue ad un tempo; credo dipenda da ciò che SCHNEIDER, ULJANIN e HATSCHEK parlano di specie ermafrodite e LANGERHANS di sessi distinti, mentre dalle mie osservazioni risulta che, rispetto alla distribuzione degli elementi sessuali sugli individui, regna nel genere una perfetta uniformità, essendo tutte le specie ugualmente ermafrodite. Uniformità di fenomeni che è accompagnata anche da una notevole uniformità anatomica, poichè, salvo la posizione in segmenti più o meno lontani dal capo, e salvo differenze di forma, gli organi della generazione se studiati in eguali epoche di maturità sessuale, risultano costituiti nelle diverse specie delle medesime parti.

In un' altra mia nota preliminare[1]) esposi le mie vedute riguardo alle pretese cellule sessuali primordiali (Urgeschlechtzellen)

[1]) Organi sessuali e glandole salivari nei Protodrili. in: Boll. Soc. Nat. Napoli Vol. 20 pag. 154.

che occupano i primi segmenti dietro il capo, dimostrando che esse sono delle glandole salivari non dissimili da quelle di ugual natura e posizione che si rinvengono in molti altri anellidi, specialmente oligocheti; del che fa anche fede il loro contenuto ed il loro sbocco nel primo tratto del tubo digerente (intestino boccale).

I veri organi genitali si rinvengono nella regione del corpo che segue i segmenti occupati dalle glandole salivari; questi segmenti sono in numero variabile per le diverse specie, ma ben determinato in ciascuna di esse; l'inizio dei segmenti genitali varia quindi di posizione secondo le specie. Solo in pochissimi casi gli organi genitali possono coesistere con le glandole salivari nei segmenti anteriori.

Le uova si originano di solito da ovarii simili a quelli degli altri anellidi, in rapporto con le cellule del rivestimento peritoneale somatico o dei sepimenti; solo in poche specie le uova possono formarsi dal peritoneo che riveste l' intestino (splancnopleura) ed a preferenza in quelle in cui gli organi sessuali possono coesistere con le glandole salivari nei segmenti anteriori; in questo caso non vi è formazione di veri ovarii, ma uova isolate si vanno formando in varii punti del corpo.

Gli spermatozoi si formano di solito da testicoli non dissimili da quelli degli altri anellidi oligocheti e policheti, ed occupano i segmenti del corpo posti dietro la regione delle glandole salivari. Questi testicoli, come gli ovarii, nascono dal rivestimento peritoneale somatico e dei setti.

La spermatogenesi può aver luogo in due differenti maniere: 1) dalle cellule testicolari distaccatesi e divenute libere nella cavità del corpo, nella quale si evolvono con numerose fasi di divisione, durante le quali gli spermatociti si trovano agglutinati e raccolti in gruppi; 2) da grosse cellule del peritoneo intestinale o dei setti, le quali trasformano il loro contenuto plasmatico e nucleare in ammassi spermatici, riducendosi a vere capsule dalla cui deiscienza vengono fuori fasci di spermatozoi agglutinati, riuniti pel capo e con coda libera.

Gli individui che producono spermatozoi nella 1ª maniera sono di solito sprovvisti di ovarii; la formazione della 2ª maniera vige a preferenza negli individui provvisti di ovarii (ermafroditi).

Risulta da quanto si è detto innanzi che, quantunque l'ermafroditismo sia normale nei Protodrili, pure in ciascuna specie si tro-

vano anche individui con soli spermatozoi (di solito con testicoli a paia nei segmenti posteriori).

Questi individui possono essere considerati come **maschi complementari**, simili a quelli studiati da DARWIN nei Cirripedi, deputati forse ad aumentare la produzione delle cellule germinali maschili, di cui vi è grande dispersione, avvenendo la fecondazione liberamente nell' acqua. E m' induce in tale convinzione anche il fatto che questi maschi si rinvengono durante tutto il periodo della maturità sessuale, e che mai si rinvengono individui nella struttura delle cui masse testicolari si possano scorgere accenni di regressione, o che accennino alla formazione di ovarii: dal che risulta improbabile l' ipotesi che detti maschi possano interpretarsi come ermafroditi proterandrici nel primo periodo della loro sessualità o proterogini nel secondo.

Nei segmenti genitali anteriori, immediatamente dietro la regione delle glandole salivari, vi sono negli individui forniti di testicoli (maschi complementari) due o più paia di speciali organi eiaculatori provvisti di grossi imbuti ciliati aprentisi nella cavità di un segmento, e di spermadutti ciliati sboccanti nella parete del segmento successivo, ai lati del corpo, in corrispondenza di speciali solchi longitudinali anch' essi ciliati. Questi **organi eiaculatori** sono alquanto più grandi e di forma diversa da quella dei nefridii, i quali, tuttavia, mancano nei segmenti in cui essi sono presenti. Di tali organi eiaculatori non vi è traccia negli individui ermafroditi, nei quali non ho trovato nemmeno organi speciali per la emissione delle uova. Credo che generalmente esse vengano fuori dalla cavità del corpo per deiscienza dei segmenti posteriori, che all' epoca della maturità ne sono letteralmente ricolmi. Ciò ho potuto accertare fin' ora per due specie.

Quantunque negli individui ermafroditi le uova si trovino a contatto con gli spermatozoi nella cavità del corpo, e le uova possano essere fecondate dagli spermatozoi dello stesso individuo, pure la **fecondazione** non avviene internamente, ma liberamente nell' acqua.

È da notarsi tuttavia che gli spermatozoi che si trovano in questi individui (formati nella 2ª maniera) sono di solito saldamente agglutinati in gruppi, da cui si rendono liberi solo quando sono pervenuti nel liquido ambiente.

Stazione Zoologica — Marzo 1907.

Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus

par

R. Legros

à Naples.

Avec 6 figures dans le texte et les planches 8 et 9.

Table des matières.

Pendant que j'étais occupé, au printemps de l'an dernier (1905), à recueillir un matériel d'embryons d'*Amphioxus* en vue des recherches que la généreuse bienveillance de Monsieur le Prof. A. Dohrn m'a mis à même d'entreprendre à la Station Zoologique de Naples, deux faits ont attiré mon attention: l'extrême sensibilité des œufs en voie de développement à l'action des moindres modifications du milieu ambiant et l'extrême tolérance avec laquelle les œufs et les embryons, ainsi dévoyés dans leur évolution, continuent à vivre et à se développer.

Tous ceux qui ont élevé des pontes d'*Amphioxus* savent avec quelle déplorable facilité de véritables épidémies de malformation se déclarent souvent dans les cultures sous l'influence des facteurs

les plus divers: élévation de la température de l'eau, agitation mécanique, nombre des individus confinés dans un même aquarium, etc. et, plus souvent encore, sans cause appréciable: la technique de la fécondation artificielle de l'*Amphioxus* reçoit encore des perfectionnements à chaque travail qui se publie sur ce sujet.

D'autre part, il est curieux de constater avec quelle ténacité les embryons, même les plus monstrueux, lorsqu'il sont parvenus à franchir les stades de segmentation, s'obstinent à vivre en dépit des circonstances et, souvent, parviennent à régulariser leur évolution: les facteurs tératogènes ne font alors qu'imposer à l'ontogenèse un détour qui la conduit cependant à son terme normal.

Ce sont là, évidemment, des qualités précieuses au point de vue expérimental. Si l'on tient compte, en outre, de la rapidité avec laquelle les processus se déroulent chez l'*Amphioxus*, ce qui, pratiquement, simplifie considérablement les opérations en éliminant l'intervention d'une foule de facteurs accidentels, il faut convenir que les œufs d'*Amphioxus* mériteraient de partager dans l'arsenal de l'embryologie expérimentale la place éminente qu'y occupent les œufs d'Oursin ou de Grenouille. On peut s'étonner que l'expérimentation se soit, jusqu'ici, aussi peu adressée à un matériel aussi favorable (Wilson, Morgan). L'expérimentation seule pourrait, cependant, fournir une réponse catégorique à nombre de questions fondamentales de l'embryogenèse de l'*Amphioxus*; à celles, notamment, qui se rattachent à la topographie précise et au mode de fermeture du blastopore, à ses relations avec le système nerveux central, la chorde, etc., c'est-à-dire, en somme, aux problèmes que soulève l'application à l'*Amphioxus* des théories du blastopore et de la concrescence.

C'est, en effet, du travail de O. Hertwig (**19**) que date l'importance capitale prise par la gastrulation de l'*Amphioxus* et que datent les nombreux travaux dont cette question a été l'objet. O. Hertwig prit, comme on le sait, l'*Amphioxus* pour base de sa théorie de la concrescence, en s'appuyant sur les conclusions de la monographie de Hatschek (**17**). Celui-ci avait conclu de sés observations que l'orifice blastoporal de l'*Amphioxus* appartient tout entier à la future face dorsale de l'embryon et que cet orifice sè ferme d'avant en arrière à partir de son bord antérieur (dorsal), suivant une ligne qui fournit la plus grande partie de la ligne médio-dorsale de l'embryon.

La première objection à l'emploi fait par O. Hertwig des données de Hatschek en faveur de sa théorie fut soulevée par Klaatsch

(25), au 10e congrès de l'Anatomische Gesellschaft, au cours de la discussion d'une communication de KOPSCH; il fit remarquer que, d'après ses propres observations, les faits, chez l'*Amphioxus* «sprechen entschieden gegen die Concrescenztheorie, denn *Amphioxus* besitzt keine Spur einer Gastrularaphe. Selbst HATSCHEK hat weder eine solche beschrieben noch abgebildet; daher erscheint ihre Existenz als rein theoretisch».

GOETTE avait déjà fait remarquer que «die angebliche Prostomanaht von HATSCHEK nicht wirklich gesehen, sondern in dem einseitig vorrückenden Rande bloß angenommen wurde (**13** II pag. 192)»; tout en admettant qu'une «excentrische Zusammenziehung» de l'orifice, telle que la décrit l'auteur, peut dans certains cas être l'équivalent d'une suture, GOETTE repoussait cette interprétation, en ce qui concerne l'*Amphioxus*, en s'appuyant sur les propres figures de HATSCHEK.

C. RABL, dans la préface de sa Théorie du Mésoderme (**39**), a repris les objections de GOETTE et de KLAATSCH et fait valoir que O. HERTWIG se basait non sur des faits observés par HATSCHEK, mais sur ses conclusions, conclusions que HATSCHEK lui même n'avait formulées qu'avec certaines réserves. C. RABL note ensuite qu'en admettant même la position dorsale du blastopore et sa fermeture d'avant en arrière, il resterait à établir si cette fermeture se fait par concrescence comme le pense O. HERTWIG, ou si elle résulte d'un rapprochement général des lèvres de l'orifice, s'exécutant de telle façon que «die Ränder gegen einen excentrisch gelegenen Punkt des Urmundes, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht, vorrücken». Il se prononce formellement pour cette dernière alternative, l'absence de Naht — «und mag dieselbe auch noch so vergänglich sein» — permettant d'exclure toute concrescence.

Le problème se posait fort nettement: 1°) la position primitive du blastopore par rapport à l'embryon futur est-elle dorsale, ou postérieure? 2°) si, comme l'admet HATSCHEK, le blastopore est dorsal et se ferme d'avant en arrière, sa fermeture se fait-elle par accolement et soudure progressive des lèvres latérales le long de la ligne médiane, ou tout le pourtour de l'orifice intervient-il dans le phénomène? et enfin 3°) la suture dorsale, le raphé, considéré comme le criterium d'une concrescence, existe-t-il ou n'existe-t-il pas?

Il est inutile de refaire ici un historique des nombreux travaux qui ont pris à tâche de trancher la difficulté; je renvoie au très-complet résumé de KEIBEL (**23**) où la question est excellemment

mise au point. Qu'il suffise de remarquer ici l'unanimité avec laquelle les auteurs sont arrivés à se prononcer contre l'interprétation de HATSCHEK et contre les conclusions qu'en avait tirées O. HERTWIG.

LWOFF (31) ne trouva aucune trace d'une fusion des bords latéraux du blastopore d'avant en arrière sur la ligne médiane, et aucun raphé dorsal. Pour lui, l'orifice d'invagination de la gastrula est postérieur; il se ferme de toutes parts, bien que les lèvres participent inégalement à la fermeture.

KLAATSCH (26) dans une note sans prétention qui renferme cependant quelques aperçus intéressants, et SOBOTTA (42) constatent tous deux l'absence de «Naht» dorsale. SOBOTTA, qui n'essaie malheureusement pas d'orienter ses embryons pour les couper, exclut «mit Sicherheit» la concrescence; le blastopore, primitivement à la fois dorsal et postérieur, se ferme dans tous les sens, et son dernier reste prend finalement la position dorsale notée par HATSCHEK.

MAC BRIDE (32) affirme que le blastopore est d'abord postérieur, mais devient secondairement dorsal par l'accroissement prépondérant de sa lèvre ventrale, la lèvre dorsale demeurant relativement stationnaire. L'auteur déclare clos tout débat sur la concrescence chez les Vertébrés, les faits condamnant sans appel cette théorie dans le développement de l'*Amphioxus*. CERFONTAINE (6 pag. 317) fait toutefois remarquer que MAC BRIDE «a certainement fait ses observations sur des matériaux en mauvais état de conservation» et MORGAN & HAZEN (37 pag. 572) pensent qu'aux premiers stades au moins, il a probablement confondu les faces ventrale et dorsale de ses gastrula.

SAMASSA (41) a le premier apporté dans l'examen du problème le souci d'une orientation exacte des embryons. Il vit qu'il était indispensable, pour juger des déplacements relatifs que subissent l'orifice blastoporal et ses lèvres, de pouvoir s'appuyer sur un point de repère fixe pris dans l'objet; ce point de repère, il le trouva dans le globule polaire qui, adhérant au pôle animal de la blastula, continue jusqu'à un stade avancé à marquer fidèlement ce pôle sur le profil continuellement changeant de l'embryon. Cette persistance du globule polaire était malheureusement un fait assez exceptionnel dans le matériel examiné par l'auteur et devenait de plus en plus rare avec les progrès du développement. Nous verrons les résultats concluants qu'a donnés à CERFONTAINE (6) l'application de ce procédé de repérage à un matériel irréprochable. Un raisonnement sur lequel nous aurons à revenir plus loin conduisit SAMASSA à déduire de la position du globule polaire «que le blastopore est

caudal et que l'axe de segmentation (l'axe de la blastula) coïncide avec l'axe longitudinal du corps». En raison de l'absence de «Naht» longitudinale et en raison de la forme de l'orifice blastoporal à ses différents moments, il se prononce contre la concrescence.

Morgan & Hazen (37), malgré un examen approfondi des faits, n'aboutissent pas à des conclusions très-fermes. Après avoir examiné les divers criteria auxquels on peut recourir pour orienter l'embryon, ils reconnaissent que ses changements de forme en rendent l'emploi à peu près impossible. Comparant les différentes alternatives en présence, ils se prononcent pour une fermeture concentrique du blastopore, avec, comme Lwoff l'avait admis, déplacement final vers la face dorsale par suite de l'accroissement de la lèvre postéro-ventrale.

J'avoue que cette unanimité des observateurs n'avait pas suffi à ébranler ma confiance dans l'exactitude des observations et des conclusions de Hatschek. Cette revue bibliographique me paraissait démontrer moins la solidité des résultats obtenus que l'extrême difficulté de résoudre la question en s'adressant au développement normal. J'en vins à penser qu'il n'y aurait de concluantes que des observations qui pourraient prendre comme point de repère l'ébauche déjà différenciée de l'un ou l'autre organe de l'embryon: la première paire de protosomites, par exemple.

Obtenir chez l'*Amphioxus*, qui semblait devoir se prêter avec tant de complaisance à l'expérimentation, des malformations comparables aux spina bifida de la grenouille, tel me parut le but à se proposer. La période de ponte de 1905 tirait à sa fin et j'étais trop occupé par la récolte du matériel normal pour qu'il me fût possible de mettre immédiatement mon projet à exécution. Je remis donc la tentative à cette année, et ce sont les résultats de cet essai que j'exposerai ci-après.

Mes observations sont, comme il y paraîtra, fort incomplètes; la raison en est, en partie, dans les conditions défavorables où s'effectua la ponte des *Amphioxus* à Naples au printemps dernier (voir S. Lobianco 30). Telles qu'elles sont, je crois cependant devoir les publier dès à présent, sans attendre d'avoir pu, comme j'espère le faire l'an prochain, en combler les principales lacunes sur un matériel abondant. Les questions d'embryogenèse auxquelles touchent ces observations étant parmi les plus activement agitées de l'heure présente, il me paraît urgent de verser à l'enquête les documents que m'a fournis l'*Amphioxus*. Quant aux considérations théoriques

que je me suis risqué à y joindre, elles ne peuvent, naturellement, avoir qu'une valeur toute provisoire; mais c'est dans une note en somme préliminaire, comme celle-ci, que des hypothèses et des inductions peuvent le plus légitimement trouver place, simple matériel critique offert à la discussion, à côté du matériel de faits offert à l'interprétation de plus compétents.

Mes observations étaient terminées et les grandes lignes de ce travail arrêtées lorsque, rentrant à Naples à la fin de l'été, j'ai pris connaissance de l'important mémoire de Cerfontaine (6), qui apporte à la question qui nous occupe un précieux contingent d'observations. Grâce à l'emploi d'un matériel irréprochable, où la persistance du globule polaire n'était plus, comme pour Samassa, une heureuse exception, l'auteur est parvenu à surmonter la difficulté d'orienter uniformément ses objets à tous les stades et il a pu trancher avec certitude la question du lieu d'apparition du blastopore, de ses positions successives, du sens et du mode de sa fermeture chez l'embryon à développement normal. Cerfontaine en revient à l'interprétation de Hatschek, ce qui rouvre la voie, barrée par les conclusions des observateurs précédents, à une traduction des faits dans le sens de O. Hertwig. Jusqu'à quel point ses observations autorisent-elles l'auteur à se rallier comme il le fait — d'une façon d'ailleurs assez peu claire — à la théorie de la concrescence ou, plutôt, à l'idée d'une concrescence des lèvres blastoporales, c'est ce que j'aurai à examiner plus loin.

Je ferai par la suite les plus larges emprunts à la copieuse moisson de faits bien observés et bien établis que nous apporte l'auteur. Si je ne suis pas entièrement d'accord avec lui sur les quelques points théoriques qu'il a abordés, je pense cependant que la rencontre de nos résultats est heureuse et la confrontation des processus normaux et tératologiques instructive.

Matériel. — Mon but ayant été purement descriptif, le résultat me justifiera, s'il ne justifie pas ma technique du reproche souvent et fort justement adressé à l' «allzu kritiklosem Probiren» (O. Maas) qui consiste à essayer sur les œufs d'un animal l'action de tous les réactifs imaginables, pour voir ce qu'il en adviendra. Cette technique, je tiens à le dire dès à présent, reste entièrement à établir sur une base méthodique.

Je n'avais en somme pour guide que des analogies. Voulant obtenir chez l'*Amphioxus* l'équivalent des «spina bifida», c'est-à-dire d'une anomalie embryonnaire des plus banales chez la grenouille, où elle s'obtient «in almost any series of eggs in which the yolk has become injured by one means or by another» (MORGAN, 36 III), il était assez logique de recourir d'abord aux agents tératogènes qui ont cet effet chez les Amphibiens.

La ponte des *Amphioxus* ayant eu lieu cette année extrêmement tard et s'étant faite en masse, en l'espace de peu de jours, cette courte période, jointe aux tâtonnements inévitables, ne me permit pas d'instituer des séries d'expériences régulières. Sur ce terrain, tout reste à faire; je m'abstiens donc de signaler ici les résultats intéressants mais insuffisants pour notre propos, que m'a donnés l'essai sur l'œuf d'*Amphioxus* de plusieurs des réactifs couramment employés avec succès chez la grenouille.

Chlorure de lithium. Je me borne à quelques remarques sur l'action du chlorure de lithium, qui m'a fourni les curieuses «gastrula en cloche» à examiner plus loin.

L'effet le plus net et le plus constant de LiCl chez l'*Amphioxus* est, comme chez la grenouille (MORGAN, 36 II), de ralentir le développement; son action dépend de la concentration et, à concentration égale, elle est d'autant plus prononcée que l'œuf y est soumis à un stade plus précoce: le développement d'un œuf qui vient d'être fécondé ou qui commence à se segmenter est complètement arrêté par des solutions lithiques qui n'ont aucun pouvoir sur un œuf parvenu à la fin de la segmentation ou sur une blastula.

Lorsque les œufs d'*Amphioxus* sont soumis à l'action de LiCl immédiatement après la fécondation, suivant la technique de HERBST (18), ils témoignent vis-à-vis de ce sel d'une sensibilité égale à celle des œufs d'Oursin. Il en est exactement de même lorsque l'union des produits sexuels mâles et femelles a lieu dans le réactif même: ne me proposant pas d'analyser le mode d'action du chlorure de lithine, ni la causalité des anomalies à obtenir, je m'en suis tenu à ce dernier procédé qui simplifie beaucoup les manipulations. Le plus pratique est d'employer une solution de LiCl préparée d'après la formule de HERBST (dans l'eau distillée), que l'on substitue en proportions variables à l'eau de mer, volume pour volume.

Moins de 1% de liquide de HERBST n'a pas d'effet appréciable sur le développement. 4% et 5%, en revanche, permettent la fécondation et un commencement de segmentation, mais celle-ci n'est

jamais arrivée à me fournir une blastula. Entre ces deux extrêmes sont les concentrations utiles.

La substitution de 1%, 1,5% et 2% de solution de HERBST à un volume égal d'eau de mer ralentit le développement; ce ralentissement est proportionné à la teneur en LiCl; il porte parallèlement sur tous les processus de l'ontogenèse, de sorte que les embryons, si on ne tient pas compte de leur âge, paraissent normaux pendant tout leur développement.

L'effet de 2,5% à 3% de solution de HERBST est plus considérable. A côté d'un déchet assez élevé d'œufs qui ne se divisent pas même en deux, j'en note un grand nombre chez lesquels la segmentation, après avoir débuté en apparence tout à fait régulièrement, devient de plus en plus anormale et aboutit à former un amas de blastomères de tailles très-inégales qui meurent en cet état. Chez les autres œufs, le développement, ralenti, se poursuit jusqu'à des formes que je pourrai me dispenser de caractériser plus longuement, en renvoyant aux figures 27 à 30 de HATSCHEK (17). Aucun de ces embryons ne put franchir ce stade et tous moururent sans avoir commencé à tourner dans leur coque.

Parmi eux s'en trouvaient un bon nombre de très-remarquables, présentant la forme d'une cloche à bord évasé ou retroussé en dehors. Je les décris et j'en figure un cas d'après mes croquis et mes notes, n'ayant malheureusement conservé et microtomisé aucun de ces embryons, dont l'importance m'échappa sur le moment.

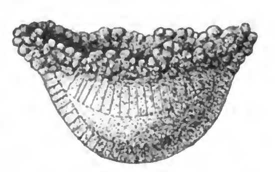


Fig. 1. «Embryon en cloche» au chlorure de lithium.

La calotte des cellules végétatives y est incomplètement (plus ou moins selon les objets) invaginée dans l'hémisphère animal; un vaste blastocèle persiste entre les deux feuillets épithéliaux. Au niveau de l'orifice blastoporal, «endoblaste» et «ectoblaste» s'inclinent en dehors et se continuent, soit en courbe régulière, soit à arête vive, dans un rebord circulaire qui s'évase plus ou moins brusquement. Ce rebord est formé, comme le reste de la paroi embryonnaire, de deux assises cellulaires; mais les cellules y sont arrondies, assez lâchement unies les unes aux autres, présentant les caractères bien connus qu'ont, chez l'embryon normal, les cellules en prolifération; leur saillie bossèle les deux faces de la colerette et donne

à son bord libre un aspect festonné. Je n'ai pas remarqué (ni cherché) de symétrie bilatérale.

Ces «embryons en cloche» moururent en cet état; ils n'avaient attiré mon attention que par leur forme hétéroclite et je ne les avais notés qu'à titre de curiosité, sans soupçonner leur importance. L'étude des embryons anormaux obtenus par une autre méthode m'a convaincu, par la suite, que j'avais passé près du but sans le reconnaître. Très-probablement, ces «embryons en cloche» étaient de jeunes stades des «spina bifida» désirées chez lesquels une invagination hypoblastique incomplète, avec persistance d'une vaste cavité blastocélienne (indiquée sur le croquis par une ligne pointillée,) s'accompagnait d'une formation tout à fait irrégulière de ce que j'appelerai plus loin l'étage dorsal, mésoblastique, de l'embryon.

Les essais au chlorure de lithium méritent d'être repris dès que ce sera possible; ces embryons en cloche, dont il faudra obtenir la survie, sont d'ailleurs très-faciles à produire dans les cultures additionnées de 2%, 2,5% et même 3% de liquide de Herbst.

Fécondation retardée. L'analogie avec les œufs de grenouille permettait aussi de supposer que le résultat désiré pourrait être obtenu en conservant pendant quelque temps les œufs pondus, avant de les mettre en contact avec le sperme. C'est la voie qui m'a conduit au but, après, toutefois, assez bien d'échecs dus à ce que, par comparaison avec ce qui se passe chez *Rana*, j'étais porté à exagérer la durée de la période de claustration de mes œufs et n'obtenais plus même de fécondation. L'expérience qui m'a fourni quelques indications sur la durée convenable de cette attente est née en somme d'un incident de pêche et n'est pas à l'abri de tout reproche, d'autres facteurs que le temps ayant pu intervenir. Je la résume d'après mes notes:

Le 21 Juin, à 5.30 h. s., deux femelles pêchées à Posillipo pondent. Elles sont séparées des œufs déjà pondus, rincées et placées dans un vase contenant environ un litre d'eau puisée au large (vraisemblablement pure de spermatozoïdes), où elles continuent à pondre pendant quelques minutes (5 à 10). Aucun mâle ne donne de sperme. Nous reprenons la route de Naples, emportant avec nous un certain nombre des animaux chez lesquels nous avions guetté en vain l'élimination des produits sexuels.

A 6.30 h., un mâle commence à émettre du sperme; celui-ci est recueilli à la pipette et déversé dans le bocal où sont les deux femelles et leurs œufs; les femelles sont éliminées.

La fécondation se fait régulièrement: à 7.30 h., presque tous les œufs sont au stade de 2 blastomères. Le premier lot d'œufs, pondus avant isolement des femelles, est resté stérile.

A 11 heures, blastula d'aspect tout à fait normal. A minuit, stades d'invagination (figs. 22 à 24 de HATSCHEK). A 1 h. m., gastrula hémisphérique (figs. 26, 27 de HATSCHEK). A partir de ce moment, le caractère anormal du développement devient évident, l'orifice blastoporal ne se fermant pas: à 3.30 h., les embryons commencent à tourner dans leur coque, mais leur forme extérieure, qui devrait être à ce moment celle des figs. 31, 32 de HATSCHEK, en est restée à l'état de cupule hémisphérique comme deux heures et demie auparavant, ou de dé à coudre (figs. 26, 27 de HATSCHEK).

Entre 5 h. m. et 5.30 h. m., la première paire de protosomites devient parfaitement reconnaissable, bien que l'embryon en soit demeuré, comme forme générale, au même état que précédemment. Vu de dos, son aspect est celui de la fig. 28 de HATSCHEK, mais l'extrémité antérieure des lèvres blastoporales latérales est occupée, à droite et à gauche de l'orifice, par les ébauches somitales; devant celles-ci et de l'une à l'autre s'étend transversalement le bord libre de la lèvre antérieure.

A partir de ce moment, l'orifice blastoporal commence à se fermer chez la majorité des embryons: les deux protosomites droit et gauche se rapprochent transversalement l'un de l'autre vers le plan médio-dorsal.

Entre 6 h. et 6.30 h. m., la seconde paire de protosomites a fait son apparition. Etat du blastopore variable; chez une partie des embryons, l'orifice est clos dans sa partie antérieure, jusqu'au niveau, inclus ou exclus, où se forme la 2e paire; chez d'autres, il est encore au stade de la fig. 28 de HATSCHEK.

Le développement se poursuit régulièrement, mais ses caractères tératologiques ne s'effacent que très-lentement. A 10 h. m., les embryons possèdent plusieurs paires de protosomites, mais l'orifice blastoporal est encore béant sur une étendue variable à l'extrémité postérieure de la face dorsale. Les embryons n'ont pas éclos: ils tournent dans leur coque au fond du vase sans s'élever vers la surface. A midi, tous sont ou bien morts, ou bien éclos et parfaitement normaux.

Il est clair que nous ne pouvons pas nous prononcer avec certitude sur la causalité des malformations produites, les conditions de l'expérience étant assez complexes et mal définies. Il me semble toutefois indubitable que le retard subi par la fécondation y joue le rôle capital. Une heure s'écoula entre le moment où les femelles pondirent leurs premiers œufs et le moment de la fécondation; environ cinquante minutes entre l'émission des derniers œufs et la fécondation. Cet intervalle peut paraître insignifiant à côté du stage très-prolongé en chambre humide que tolèrent les œufs de grenouille; mais l'expérience démontre qu'il est considérable lorsqu'il s'agit de petits œufs marins dont toute l'évolution embryonnaire s'accomplit en quelques heures. On se rappellera à ce sujet les observations de MORGAN (34) chez *Ctenolabrus*: les œufs éliminés par la femelle étant reçus dans de l'eau bouillie, privée de spermatozoïdes, il suffit d'attendre dix minutes avant d'y ajouter le sperme pour n'obtenir plus qu'un commencement de développement tout à

fait anormal; après deux ou trois heures, quelques œufs seulement sont encore en état d'être fécondés et de se segmenter. Il serait aisé de multiplier les exemples; je me borne à citer encore celui des Ascidies, dont la tératogenèse expérimentale est, à notre point de vue, particulièrement intéressante. Chez *Ciona*, chez *Phallusia*, les œufs que l'on a soigneusement extraits de l'oviducte sans mélange de sperme et placés dans l'eau de mer paraissent, après une heure d'été, profondement altérés et ont complètement perdu leur enveloppe folliculeuse. La fécondation (à l'aide de sperme frais) se fait cependant régulièrement; mais la segmentation, au cours de laquelle bon nombre d'embryons périssent, et le développement ultérieur sont nettement tératologiques. La durée du séjour dans l'eau est ici seule responsable de l'altération de l'œuf, quelle que soit la nature de cette altération et quel que soit le mécanisme des anomalies qui en résultent.

Une remarque s'impose cependant chez l'*Amphioxus*. Les œufs qui sortent de l'ovaire tombent dans la cavité péribranchiale, sont conduits au pore abdominal et sont expulsés. Le séjour des œufs dans la cavité péribranchiale, c'est-à-dire dans le courant d'eau de mer qui la traverse continuellement, peut être très-court; CERFONTAINE (6) pense «qu'il est avantageux que les œufs ne séjournent pas dans la cavité péribranchiale, parce que les œufs, au moment de quitter la cavité ovarienne sont prêts à recevoir le spermatozoïde, et il est à supposer que la copulation des produits sexuels doit se faire, normalement, aussitôt que les œufs arrivent dans l'eau de mer. La raison en est que, au contact de l'eau, les membranes se gonflent et se détachent complètement de l'œuf, après un temps relativement court.»

Mais ce séjour des œufs dans l'eau de la cavité péribranchiale peut aussi être très-prolongé sans aucun dommage. J'ai vu une femelle, rapportée un soir au laboratoire avec l'extrémité antérieure de la cavité atriale tapissée d'œufs, conserver ces œufs, sans en émettre un seul, jusqu'au lendemain soir. Elle pondit alors; un mâle me donnant du sperme à ce moment, la fécondation eut lieu immédiatement et le développement fut parfaitement normal. Si même, au moment de la ponte, quelques œufs frais étaient venus des ovaires s'ajouter aux œufs gardés de la veille dans l'atrium, cela ne fausserait en rien le résultat de l'expérience: sur la quarantaine d'œufs qui furent émis, quatre ou cinq seulement restèrent stériles. Ceci semble démontrer qu'un séjour de vingt-quatre heures dans la cavité péribranchiale n'avait eu aucune influence sur les œufs.

D'autre part, chez une femelle semblable, qui ne pondait pas

spontanément bien que la paroi péribranchiale fut tapissée d'œufs, j'ouvris la paroi abdominale pour libérer ces œufs; mais la fécondation échoua, ou du moins les œufs ne se segmentèrent pas. Cette dernière expérience a été répétée à plusieurs reprises, toujours avec le même résultat négatif. Le séjour dans la cavité péribranchiale n'agit-il pas comme le séjour dans l'eau extérieure? Le séjour dans le corps de la mère est-il dans certains cas nécessaire à une parfaite maturation des œufs, entre leur sortie de l'ovaire et leur expulsion? Questions qui devraient être résolues, pour qu'il soit légitime de parler de «fécondation retardée» dans le cas de mes embryons.

Les embryons furent fixés par le liquide de Lo Bianco: mélange à parties égales de liqueur de Flemming et de formol 40% (cinq à dix minutes; lavage à l'eau; passage graduel par les alcools jusqu'à alcool 100; inclusion). Si peu rationnelle que puisse paraître, au point de vue microtechnique, cette formule destinée dans l'esprit de son auteur à la fixation rapide des organismes très-contractiles, les résultats qu'elle m'a fournis, tant pour les jeunes stades du développement de l'*Amphioxus* que pour ses stades larvaires et pour les jeunes individus pendant ou après la métamorphose, sont remarquables, et je préfère ce réactif au liquide de Flemming pur.

Les embryons furent inclus et orientés dans le mélange de celloïdine et essence de girofles, puis réenchâssés en paraffine, suivant le procédé en usage à l'Institut de Zoologie de l'Université de Liége, procédé que Cerfontaine expose en détail dans son travail (6)[1]. — Sections à 3 μ. — Coloration sur porte-objets par l'hématoxyline ferrique, coloration plasmatique à l'Orange G.

1. L'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus.

Je prendrai pour base de cette étude l'embryon le plus monstrueux que j'aie obtenu. J'en figure une série de coupes transversales, Pl. 9, figs. 1 à 11, et sa reconstitution par la méthode de Born est représentée par les photographies stéréoscopiques de la Pl. 8. On trouvera à l'explication des figures (p. 533), les indications

[1] Je dois la connaissance de cette méthode, excellente et sure, à l'extrême obligeance de M. le dr. M. de Sélys Longchamps et je saisis avec plaisir l'occasion de l'en remercier.

relatives à la manière dont le modèle de cire a été partagé et photographié en deux pièces, afin d'en exposer le détail intérieur, et à la manière dont il faut, par la pensée, réajuster ces deux moitiés pour se faire une idée de l'ensemble et pour en retrouver les détails sur les coupes transversales.

Cet embryon, que j'appellerai mon embryon *Ma*, a été fixé onze heures après la fécondation. Il offre, à première vue, l'aspect d'une «gastrula» d'un stade approximativement semblable à celui des figs. 26 et 27 de HATSCHEK (17). C'est une demi-sphère creuse, dont un vaste orifice, l'orifice blastoporal, occupe presque toute la face plane, équatoriale, et dont la paroi est formée par deux feuillets cellulaires, se réfléchissant l'un dans l'autre au pourtour de l'orifice.

Mais cette apparente «gastrula» est déjà le siège de différenciations considérables. Son feuillet interne ne présente pas la constitution simple et uniforme qu'il présenterait dans une gastrula normale, où il résulte simplement de l'invagination de l'hémisphère végétatif dans l'hémisphère animal de la blastula. Dans toute la région voisine de l'orifice blastoporal, région que nous pouvons dès à présent appeler dorsale, règnent deux gouttières longitudinales, les gouttières mésoblastiques droite et gauche. Et vers leur extrémité céphalique ou rostrale, ces gouttières sont segmentées par des replis transversaux qui en isolent les deux premières paires de protosomites. Malgré la grandeur de l'orifice blastoporal, il ne s'agit donc plus ici d'une «gastrula», mais d'un embryon. Au point de vue du développement de son mésoblaste, notre embryon *Ma* correspond aux embryons représentés en coupe optique par les figs. 42, 43, et en coupe transversale par les figures 78 à 81 du travail de HATSCHEK.

Je commencerai par décrire cet embryon d'une façon assez détaillée; les données que nous fournira cet examen pourront alors, plus brièvement, être complétées par la comparaison avec d'autres embryons, anormaux aussi, mais à des degrés divers, du même âge ou plus âgés.

Cette étude nous permettra, je pense, de pénétrer dans l'analyse d'un certain nombre de phénomènes qu'il est difficile de dissocier dans leurs différents éléments au cours de l'ontogenèse normale, hâtive et condensée, de l'*Amphioxus*.

Orifice blastoporal. L'orifice blastoporal est à peu près circulaire. On pourra se représenter assez exactement ses dimensions par rapport aux diamètres rostro-caudaux de l'embryon à l'aide des

quelques chiffres suivants. L'objet mesurait, dans la celloïdine, environ 0,11 mm. Il fut débité en 37 coupes transversales d'une épaisseur de 3 μ. Si nous prenons cette épaisseur de 3 μ pour unité, le diamètre rostro-caudal de l'embryon, mesuré à la surface de l'épiblaste entre ses deux pôles extrêmes = 37 unités;

le diamètre rostro-caudal maximum, mesuré à la surface externe de l'endoblaste = 28;

le diamètre rostro-caudal de la cavité de l'embryon, mesuré depuis le fond du cul-de-sac entérique antérieur (*A* de la fig. 2) jusqu'au fond du cul-de-sac postérieur (α de la fig. 10) = 22;

le diamètre rostro-caudal de l'orifice blastoporal, depuis sa lèvre antérieure (fig. 3, 10e coupe, *U. L. a.*) jusqu'à son bord postérieur (30e coupe) = 19 unités.

Quant à l'étendue transversale de l'orifice blastoporal, l'examen du modèle et des coupes montre que cet orifice occupe toute la largeur de la face dorsale actuelle.

Cavité de l'embryon. Cette cavité représente la «cavité d'invagination», la «cavité gastruléenne», ou l'«archenteron» de l'embryon normal. Elle communique largement avec l'extérieur par le vaste orifice du blastopore. Elle est divisée en deux étages superposés — l'un, dorsal, que je décrirai sous le nom d'étage mésoblastique de l'embryon, et l'autre ventral, étage intestinal ou hypoblastique — par une crête continue, extrêmement sensible sur les photographies. Cette crête marque la limite entre l'intestin et les gouttières mésoblastiques; c'est la «Darmlippe» des embryons normaux. Elle circonscrit l'orifice conduisant dans la cavité intestinale; cet orifice, je crois nécessaire, en raison de son importance morphologique, de l'opposer nettement à l'orifice blastoporal et de le désigner sous un nom particulier; je l'appellerai orifice prostomial et j'appellerai lèvres prostomiales (ou «Darmlippen») la crête saillante qui l'encadre, quitte à discuter ultérieurement le plus ou moins d'à propos de ces termes.

La crête prostomiale n'est pas strictement parallèle, dans toute son étendue, au bord libre des lèvres du blastopore. Dans la moitié rostrale de l'embryon (Phot. 1), où les deux paires de protosomites sont différenciées et très-développées dans le sens dorso-ventral, elle coupe les parois latérales de l'embryon vers le milieu de leur hauteur; mais vers l'extrémité caudale (Phot. 2), les lèvres prostomiales droite et gauche se rapprochent de la face dorsale de l'embryon, en même temps qu'elles convergent vers le plan médian, et

elles finissent par se rejoindre, en décrivant une courbe à concavité antérieure inscrite dans la courbe du bord postérieur de l'orifice blastoporal — mais à un niveau plus ventral. Une crête médiane très-légère et très-irrégulière joint le milieu de la lèvre prostomiale postérieure au milieu de la lèvre blastoporale postérieure; cette crête n'est due qu'à la saillie superficielle de cellules en mitose et n'est guère appréciable sur le modèle de cire.

L'étage ventral de la cavité de l'embryon représente, comme je l'ai déjà dit, la cavité intestinale; sa paroi est constituée par l'hypoblaste. Chez un embryon normal du même stade, le blastopore est clos et les organes axiaux dorsaux se sont différenciés; la cavité intestinale possède alors une voûte encadrée par les «Darmlippen», voûte formée sur la ligne médiane par la corde dorsale et, latéralement, par les gouttières mésoblastiques; normalement, le processus serait même plus avancé encore à l'extrémité rostrale, où l'orifice prostomial, se fermant à son tour par rapprochement de ses lèvres latérales, serait en train d'exclure les protosomites de leur participation à la constitution de la voûte intestinale.

A l'extrémité rostrale de notre embryon *Ma*, la cavité intestinale se termine, au niveau d'un plan transversal passant par la lèvre antérieure du blastopore, en un très-court cul-de-sac (*A*, phot. 1); elle se termine de même en cul-de-sac (α, phot. 2) à son extrémité caudale, sous l'arc postérieur de la lèvre prostomiale.

L'examen des coupes transversales précisera les détails de cette description générale.

Les figs. 4, 5 et 7 (coupes transversales 14, 17, 23 de l'embryon) ne présentent aucune particularité en ce qui concerne la cavité intestinale (*E*); elle y apparaît comme une gouttière épithéliale semi-cylindrique, bordée dorsalement par la saillie des lèvres prostomiales latérales (*dl*).

La 10ᵉ coupe de l'embryon (fig. 3) rase la lèvre antérieure du blastopore (*U. L. a*) au niveau de l'extrémité antérieure de la cavité intestinale. L'enteron communique dorsalement avec les deux protosomites de la première paire (US^1, US^1). Une saillie médiane verticale, dépendant de la paroi antérieure de l'embryon, sépare ces deux protosomites (voir Phot. 1); son tubercule inférieur forme l'extrémité antérieure du rebord prostomial, où viennent se réunir dans le plan médian ses lèvres latérales (*dl*).

Sur la 9ᵉ coupe de l'embryon, non représentée, la cavité entérique ne communique plus qu'avec la premier protosomite du côté

droit. Sur la 8e coupe (fig. 2) elle se termine enfin en un court cul-de-sac (*A*), lequel disparaît sur la coupe immédiatement précédente.

Il nous reste à examiner sur les coupes l'étage intestinal de notre embryon à son extrémité caudale. Les lèvres prostomiales (*dl*) y deviennent de plus en plus saillantes et tendent à se réunir sur la ligne médiane (coupes 24 et 26, figs. 8 et 9); elles s'y rencontrent enfin (coupes 27, non représentée, et 28, fig. 10) de telle façon que la cavité intestinale se termine sous elles en un cul-de-sac entérique postérieur (α); ce cul-de-sac se prolonge encore sur les coupes suivantes, non figurées, et une tache sombre, ainsi que la disposition des noyaux, en marque encore la paroi postérieure sur la coupe 32 (fig. 11).

Etage dorsal, mésoblastique, de l'embryon. Il résulte déjà des descriptions précédentes que cet étage n'a ni voûte ni plancher. Ses parois latérales (abstraction faite de l'extrême bord libre des lèvres blastoporales, sur lequel nous reviendrons tantôt,) sont constituées par les gouttières mésoblastiques droite et gauche.

Dans la moitié rostrale de l'embryon (Phot. 1, et figs. 2 et 5) chaque gouttière mésoblastique, large et fortement concave, est subdivisée par deux crêtes transversales en deux saccules placés l'un derrière l'autre; ce sont les deux premiers protosomites (US^1, US^2). Ces crêtes et les dépressions somitales qu'elles délimitent sont parfaitement nettes sur le modèle de cire, malheureusement la déformation stéréoscopique les a nivelées sur les photographies. La section en escalier qui a divisé le modèle en deux moitiés traverse sa paroi droite entre les coupes 21 et 22 de l'embryon, c'est-à-dire au niveau de la crête qui borne en arrière le second protosomite droit. Les deux somites droits (US^1 et US^2) sont donc compris tout entiers dans la moitié antérieure du modèle (Phot. 1, côté gauche de l'image). Le plan de section traverse au contraire la paroi gauche entre les coupes 16 et 17 de l'embryon, c'est-à-dire à l'extrémité antérieure du 2e somite. La moitié antérieure du modèle contient donc le premier somite gauche et le commencement du second (Phot. 1, côté droit de l'image), tandis que la moitié postérieure du modèle comprend le fond et l'extrémité postérieure du second somite gauche (Phot. 2, côté gauche de l'image; le plan est trop fuyant pour que le détail y apparaisse).

A leur extrémité rostrale, les deux somites de la 1ère paire se terminent côte-à-côte en cul-de-sac sous la lèvre antérieure du blasto-

pore (fig. 2, coupe 8, *US*[1], *US*[1]). Sur la 10e coupe de l'embryon (fig. 3), les deux protosomites de la première paire communiquent ventralement avec la cavité intestinale. La coupe 14 (fig. 4) intéresse encore ces deux premiers somites près de leur extrémité postérieure. La coupe 17 (fig. 5) passe par les deux protosomites de la seconde paire (*US*[2], *US*[2]), tandis que la coupe 23 (fig. 6) passe en arrière des somites, par les gouttières mésoblastiques non encore segmentées (*ms*).

Si l'on suit ces gouttières mésoblastiques vers l'extrémité caudale de l'embryon (Phot. 2), on les y voit converger vers le plan médian sagittal, en même temps qu'elles s'inclinent en dehors; leur concavité, qui regardait directement en dedans, s'incline de plus en plus en avant et dorsalement, en même temps qu'elle s'atténue; les deux gouttières mésoblastiques finissent par se rejoindre au dessus du cul-de-sac entérique postérieur (α), en entourant comme un demi-entonnoir le pourtour postérieur de l'orifice prostomial. Toutefois, la légère crête médiane que nous avons déjà signalée à ce niveau, tendue sur la ligne médiane comme la ligne de faîte entre deux vallées, indique que les deux versants de l'étage mésoblastique conservent leur individualité jusqu'au bord postérieur de l'orifice blastoporal. Cette disposition de l'étage dorsal de l'embryon à son extrémité caudale est importante.

Nous avons vu jusqu'ici l'orifice blastoporal délimité par un rebord très-net: d'une part, la lèvre antérieure du blastopore est coupée à pic et l'ectoblaste s'y réfléchit à angle droit dans le feuillet interne de l'embryon; d'autre part, les lèvres latérales se terminent (abstraction faite de certaines irrégularités sur lesquelles nous reviendrons bientôt) par un bord net et tranchant. Le bord postérieur de l'orifice blastoporal est, au contraire, extrêmement émoussé. A son niveau, les versants de l'étage mésoblastique de l'embryon, contigus sur la ligne médiane, se continuent dans l'ectoblaste embryonnaire à angle très-obtus; le bord postérieur de l'orifice n'est qu'un sourcil à peine marqué, au niveau duquel la surface externe, convexe, de l'embryon se déprime et se continue dans l'étage mésoblastique. La photogr. 2, Pl. 8 ne permet guère de se rendre compte de la façon dont les versants de l'étage dorsal se comportent vis-à-vis du revêtement ectoblastique à l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal: ce rebord postérieur y est à peine visible.

Jusqu'à quel point le plan incliné qui s'étend du rebord blastoporal postérieur à l'arête vive de la lèvre prostomiale (Phot. 2) est-il

«mésoblastique», comme nous l'avons supposé jusqu'ici? L'étude des coupes va nous fournir quelques renseignements à ce sujet, mais l'interprétation des faits ne sera possible qu'après examen d'autres embryons.

La 23ᵉ coupe de l'embryon *Ma* (fig. 7) passait en arrière des somites, à travers les gouttières mésoblastiques (*ms*).

Sur la 24ᵉ coupe (fig. 8) la direction générale des gouttières mésoblastiques est déjà moins voisine de la verticale; ces gouttières (*ms*) s'inclinent l'une vers l'autre et se rapprochent du plan médian par leur extrémité inférieure. L'orifice blastoporal (*Bl*) présente encore le même diamètre transversal que sur la coupe précédente, mais les lèvres prostomiales (*dl*) sont fortement saillantes et l'orifice prostomial s'est rétréci.

Tous ces changements s'accentuent notablement sur la 26ᵉ coupe (fig. 9): l'orifice blastoporal (*Bl*) conserve encore la même largeur et occupe encore toute la face dorsale de l'embryon; mais l'orifice prostomial est presque fermé et ses lèvres (*dl*) vont se rejoindre sur la ligne médiane. Les deux gouttières mésoblastiques (*ms*) se rapprochent de plus en plus du plan médian par leurs bords ventraux qui arrivent presque au contact l'un de l'autre, et leur inclinaison progressive est assez rapide pour être sensible dans l'épaisseur même de la coupe. On notera le caractère d'epithelium prismatique simple, très-régulier, à noyaux tous situés au même niveau, que présentait jusqu'ici la paroi des gouttières mésoblastiques; ce caractère commence à se perdre dès la 24ᵉ coupe (fig. 8), l'epithelium s'épaissit et devient irrégulier, des mitoses y apparaissent (fig. 9). La 28ᵉ coupe (fig. 10) est importante: l'orifice prostomial est clos, les lèvres prostomiales latérales se sont réunies dans le plan médian et, sous elles, la figure nous montre le cul-de-sac entérique postérieur (α) délimité par une couche de cellules prismatiques. D'autre part, la coupe passe immédiatement en avant du bord postérieur de l'orifice blastoporal; la largeur transversale de cet orifice se réduit, l'ectoblaste tendant à recouvrir, de droite et de gauche, toute la face dorsale de l'embryon, de sorte que les versants mésoblastiques ne sont plus superficiels que suivant une zône médiane étroite. La paroi dorsale de l'embryon, comprise entre le cul-de-sac entérique et l'orifice blastoporal, est formée dans le plan médian par une masse cellulaire formant un épais septum, au niveau duquel il est impossible de distinguer les limites des diverses ébauches. Ventralement, ce septum se continue avec la voûte du cul-de-sac

entérique. Dans toute sa hauteur, il est constitué par l'accolement dans le plan médian de deux masses cellulaires, droite et gauche, dans lesquelles nous reconnaissons sans difficulté l'extrémité postérieure des deux versants mésoblastiques latéraux, redressés et unis par leurs faces dorsales devenues internes. Dorsalement, ce septum arrive encore à la surface suivant une étroite zône médiane riche en mitoses, dernier reste de l'entonnoir mésoblastique, qui se continue à droite et à gauche dans l'ectoblaste.

La signification de ce septum et sa valeur de suture (suture prostomiale) ne deviendront claires que plus tard, lorsque l'étude d'autres embryons nous aura fait assister à sa genèse.

La 32[e] coupe de l'embryon, dernière figurée (fig. 11), passe par l'extrémité la plus reculée du cul-de-sac entérique (α); à la face dorsale de ce cul-de-sac se dressent deux crêtes latérales, derniers restes des versants mésoblastiques. Ces crêtes se continuent-elles sans limite tranchée avec l'hypoblaste intestinal, ou en sont-elles nettement distinctes? Il m'est impossible d'en juger, à cause de l'accumulation des granulations vitellines colorées par l'hématoxyline ferrique (dont les figures ne donnent qu'une image imparfaite). Entre ces deux crêtes règne une cavité dans laquelle on peut reconnaître un dernier reste du blastocèle.

Ebauches chordales. Nous avons parlé jusqu'ici des gouttières mésoblastiques, sans tenir compte de leur limite dorsale et sans nous occuper de la valeur morphologique des éléments cellulaires qui bordent l'orifice blastoporal. Chez un embryon normal pourvu de deux paires de protosomites, la voûte de la cavité embryonnaire est formée par l'ébauche impaire et médiane de la chorde dorsale, interposée entre les gouttières ou les diverticules mésoblastiques. Chez notre embryon, nous trouvons les éléments constitutifs de la chorde répartis sous forme de deux demi-ébauches droite et gauche au bord libre des lèvres blastoporales latérales. Leur développement y est d'ailleurs extrêmement rudimentaire et ces ébauches ne sont reconnaissables que sur une partie de leur longueur. Leur degré de différenciation est, de plus, fort inégal d'un côté à l'autre de l'embryon, comme cela est d'ailleurs fréquent dans les cas de «spina bifida» de grenouille. L'identification de ces demi-ébauches chordales ne fait cependant aucun doute.

La demi-gouttière chordale droite se présente sur la fig. 5 (*ch.d*) comme une lame cellulaire relativement large, formant biseau au bord libre de la lèvre blastoporale. La fente blastocélienne inter-

posée entre le second protosomite droit (US^2) et l'ectoblaste bifurque et embrasse l'ébauche chordale entre ses deux bras. La demi-gouttière chordale se présente avec une disposition identique dans toute la longueur du 2ᵉ protosomite, de la 16ᵉ à la 21ᵉ coupe; les cellules qui la constituent sont claires, relativement peu chargées de vitellus et, sur ces coupes où la demi-lame chordale est bien développée, elle ne présente pas une seule figure mitosique, sauf, unique exception, celle que montre la fig. 5.

Si l'on suit cette ébauche chordale vers l'extrémité rostrale de l'embryon, on voit, dans l'étendue du 1ᵉʳ protosomite droit (fig. 4), s'effacer sa disposition en gouttière; le bord de la lèvre blastoporale est arrondi, irrégulièrement bosselé à sa surface par la saillie que font de nombreuses cellules en voie de division; un remaniement local est évidemment en train de s'opérer à ce niveau et l'activité du bord de la lèvre contraste avec le repos cellulaire complet qui règne dans l'ectoblaste et dans la gouttière somitale. Qu'il s'agisse ici d'une prolifération cellulaire ayant pour but un apport de nouveaux matériaux à la région voisine du feuillet interne de l'embryon, c'est-à-dire au protosomite, me semble inadmissible. Il ne s'agit pas non plus, ici, d'un phénomène, quelqu'il soit, ayant trait à la fermeture du blastopore indépendamment de la formation de la chorde — les embryons que nous aurons à étudier par la suite le démontrent; nous sommes donc forcés d'admettre que ce cordon cellulaire, riche en mitoses, n'est autre chose que le prolongement vers l'avant de la demi-gouttière chordale qui occupe sa place sur les coupes suivantes, et d'admettre qu'il représente également la demi-ébauche chordale droite.

Au niveau du bord gauche de l'orifice blastoporal, nous retrouvons également les indices de la différenciation d'une demi-ébauche chordale gauche, dans toute la longueur des deux premiers protosomites; mais ici, cette ébauche en est partout restée au même stade rudimentaire que nous venons de reconnaître au niveau de la lèvre blastoporale droite, dans l'étendue du 2ᵉ protosomite: une étroite bandelette de cellules en voie de prolifération (figs. 4, 5, 6, 7, Pl. 9 *ch. g*).

Si peu différenciées que soient ces ébauches, leur identité ne me paraît pas douteuse, et je tiens pour établie l'existence, chez notre embryon, de deux demi-ébauches chordales, droite et gauche, siégeant au bord libre des lèvres blastoporales latérales.

Aux dépens de combien de cellules du rebord blastoporal se

forment ces ébauches, nous ne pouvons pas le déterminer; chez notre embryon *Ma*, elles sembleraient naître d'un très-petit nombre de cellules, qui se multiplient et qui se disposent secondairement en une lame épithéliale. Nous pourrons constater le même fait, le nombre extrêmement restreint des cellules chordales originelles, chez tous les embryons que nous étudierons par la suite; chez tous, la différenciation des cellules chordales suit pas à pas la fermeture de l'orifice blastoporal comme une conséquence — ou un facteur — de la soudure de ses lèvres. Notons enfin que notre embryon ne nous fournit aucune donnée sur l'étendue des ébauches chordales dans le sens longitudinal et sur leurs relations avec les extrémités rostrale et caudale du blastopore.

Lames neurales. On n'observe, chez notre embryon, encore aucune trace de la différenciation du système nerveux central. Pour juger du retard considérable que présente leur développement, que l'on y compare les figs. 79 à 81 de Hatschek (**17**), empruntées à un embryon possédant comme le nôtre deux paires de protosomites.

Conclusions et remarques.

La comparaison avec une série d'autres embryons, affectés à des degrés divers de la même monstruosité que notre embryon *Ma* et chez lesquels la différenciation des organes est plus ou moins avancée sera nécessaire pour préciser nombre de points importants de notre description.

Ce que nous avons vu jusqu'à présent nous permet cependant d'anticiper sur l'exposé des faits, pour fixer la terminologie à leur appliquer et pour déterminer le point de vue auquel nous devrons nous placer dans leur interprétation.

Pour nous en tenir aux grands traits de son organisation qui frappent à première vue, notre embryon *Ma* nous offre deux gouttières mésoblastiques, droite et gauche, déjà différenciées dans leur partie antérieure en deux paires de protosomites, coexistant avec la persistance d'une orifice blastoporal immense. Celui-ci s'étend dans toute (ou presque toute) l'étendue de la face dorsale future de l'embryon, depuis l'extrémité antérieure de la première paire de protosomites, jusqu'à un point (à préciser plus loin) voisin de l'extrémité postérieure actuelle de l'embryon. C'est au bord libre des lèvres latérales de ce blastopore qu'apparaissent les deux demi-ébauches droite et gauche, paires et symétriques, de la chorde dorsale; c'est

à ce niveau également, de part et d'autre de l'orifice blastoporal, que vont se différencier aux dépens de l'ectoblaste (bien que notre embryon ne fournisse encore aucune indication à ce sujet), les deux demi-ébauches, droite et gauche, paires et symétriques, du système nerveux central.

Nous définirons dès à présent qualitativement, quitte à en apprécier plus loin le degré, le genre d'anomalie que nous avons sous les yeux.

a. A un point de vue purement descriptif, la monstruosité qui affecte notre embryon et dont la littérature amphioxologique ne rapporte encore, je crois, aucune observation, appartient évidemment au groupe des malformations par défaut dont toutes les classes de Vertébrés fournissent des exemples, qui ont acquis une juste célébrité chez la grenouille sous les noms de diastasis ou asyntaxia medullaris (Roux) et de spina bifida (O. Hertwig).

Roux (40) fut conduit par l'attention qu'il accordait à la répartition, dans l'œuf segmenté, du matériel destiné à l'édification du système nerveux, à caractériser et à baptiser les malformations embryonnaires qu'il avait sous les yeux d'après l'anomalie de ce système. De là le nom d'asyntaxia medullaris, terme excellent en ce qu'il se borne à enrégistrer à un point de vue descriptif le fait saillant, la diastase actuelle des deux demi-lames neurales, et le caractère primitif et non régressif de cette non-union.

O. Hertwig (19), pour unifier les observations chez la grenouille avec les faits établis chez les Téléostéens et les cas équivalents notés chez les Vertébrés supérieurs, a adopté pour toute cette classe de malformations le nom de spina bifida. Roux et d'autres après lui, ont relevé à plusieurs reprises combien le choix de ce terme est malheureux; je me permets de penser aussi que le nom de spina bifida devrait être laissé à l'anatomie pathologique qui l'a créé, ou qu'il devrait, tout au moins, être réservé aux anomalies du même genre, telles qu'elles se présentent chez les Vertébrés les plus élevés, avec tout le cortège de malformations accessoires qui s'y joignent d'habitude et qui n'ont aucune relation directe avec l'essence morphologique du phénomène.

Le terme de spina bifida est, en tout cas, trop étroit pour caractériser un phénomène ayant des racines aussi profondes dans l'histoire du développement embryonnaire. Mais ce reproche peut s'adresser également au terme employé par Roux: les asyntaxies qui

nous occupent ne sont pas seulement médullaires, pas plus qu'elles ne sont uniquement spinales ou chordales.

De plus, elles s'affirment à une période si précoce du développement, qu'il peut se présenter des cas — mon embryon *Ma* en est un — où nous aurons indubitablement affaire à une «asyntaxia medullaris» typique, alors qu'il n'existe encore aucune ébauche des lames médullaires.

Enfin, ce même embryon *Ma*, lorsqu'il commença à tourner dans sa coque, neuf heures après la fécondation, présentait déja des caractères nettement tératologiques (voir introduction pag. 449), son anomalie consistant en une grandeur exagérée de l'orifice blastoporal. Cette anomalie, comment la qualifier? Nous savons que si elle ne se corrige pas à temps, elle aboutira fatalement à une «asyntaxie médullaire» au moins temporaire. Mais elle peut aussi se corriger et l'embryon peut redevenir parfaitement normal, avant que le système nerveux centralait commencé à se différencier: lorsque ce dernier apparaîtra, il le fera sous la forme d'une plaque cellulaire médiane, ne présentant plus aucune trace d'une origine aux dépens de demi-ébauches symétriques; le cas est fréquent et il ne manquait pas grand chose à la régularisation des embryons *Mc* et *Mk* que je décrirai plus loin (figs. 13, 14 et figs. 15 à 17, Pl. 9) pour en fournir des exemples. Il est clair que dans ce dernier cas, le nom «d'asyntaxie médullaire» ne peut servir à qualifier la fugace période anormale qu'a traversée l'ontogenèse.

Persistance anachronique d'un orifice blastoporal trop vaste chez le jeune embryon et diastase des lames médullaires chez l'embryon plus âgé ne sont que deux manifestations, également précoces comme origine et, souvent, également éphémères comme durée, d'un même trouble de la cinématique embryonnaire: l'une a simplement duré un peu plus longtemps que l'autre. Le nom à leur appliquer devrait, pour bien faire, résumer leur définition; or ce sont évidemment des «asyntaxies» et ce premier mot reste acquis; mais asyntaxies de quoi? On peut songer immédiatement au terme «asyntaxie gastruléenne» (qui, je pense, a déjà été proposé): il aurait, semble-t-il, l'avantage d'être assez large pour embrasser toutes les modalités de l'anomalie et celui d'en reporter l'origine à leur source commune, à la gastrula. Une raison de principe me paraît devoir faire rejeter absolument ce terme, non plus seulement comme insuffisant, comme trop étroit ou trop large, mais comme radicalement faux. Je me bornerai à la formuler ici comme une thèse dont la justification

découlera de toute la suite de cette étude: 1) la gastrula, en tant que gastrula, ne se ferme pas et il ne peut par conséquent être question d'asyntaxie gastruléenne; 2) la gastrula et la gastrulation n'ont, chez l'*Amphioxus*, rien à voir avec le blastopore.

Ce qui se ferme chez l'embryon (et non dans la gastrula), c'est le blastopore; et le fait de sa non-fermeture en temps normal, l'asyntaxie de ses lèvres, est le fondement morphologique de toutes les diastases, chordales, médullaires, etc., que nous examinons. Je pense donc que le nom d'asyntaxie blastoporale répond mieux que les autres et répond même seul aux conditions requises par une bonne terminologie.

b. Toute spéculation sur la dynamique des malformations que nous étudions ici, m'est naturellement interdite par l'insuffisance de la technique opératoire. Il est cependant une interprétation causale sur laquelle je m'arrêterai un instant, parcequ'elle ne tend à rien moins qu'à dénier toute valeur morphologique aux cas d'asyntaxie blastoporale. GURWITSCH (16), s'appuyant notamment sur le fait que, chez ses embryons d'Amphibiens à la caféine et à la strychnine, le bouchon vitellin augmente progressivement de volume, gonfle au cours du développement et fait une saillie de plus en plus prononcée par l'orifice blastoporal, veut voir dans la malformation qui affecte ces embryons non pas un «Hemmungsprodukt» comme l'admet O. HERTWIG, mais un «Berstungsprodukt», le résultat d'un «Berstungs- oder Sprengungs-Process». L'asyntaxie, en d'autres termes, ne serait pas primitive et progressive, mais régressive, secondaire. D'où la conclusion que, peut-être, «die Spinae bifidae keine für die Erklärung der normalen Entwicklung wichtige Produkte sind» (pag. 237).

Les objections de GURWITSCH ont été acceptées par divers auteurs qui, ne trouvant dans l'ontogenèse normale des Amphibiens aucun indice en faveur de la théorie de la concrescence, se refusent aussi à voir un argument pour cette théorie dans les spina bifida de grenouille, dont ils cherchent une explication mécanique. ZIEGLER (44) entre autres croit pouvoir conclure des descriptions et des figures de O. HERTWIG que le «Dotterpfropf», siégeant à peu près au niveau du canal neurentérique, «sprengt von da die Medullarplatte und die Chorda auseinander» (pag. 272). Il résume son opinion dans les termes suivants: «Ich halte die Spinae bifidae für eine monströse Bildung, aus welcher man das normale Geschehen nicht erkennen kann.»

On voit le rôle singulièrement important que ces interprétations

accordent au «Dotterpropf» dans le genèse de la malformation. Pour m'en tenir à l'*Amphioxus*, je ne crois pas qu'il puisse donner prise à un scrupule de ce genre; la vaste cavité de l'embryon y est, en tout cas, fort dépourvue de toute espèce de propriétés explosives et incapable des merveilleux effets que l'on attribue au bouchon vitellin.

Il me semble hors de conteste que les cas d'asyntaxie blastoporale d'*Amphioxus* et de *Rana* sont morphologiquement équivalents; leur interprétation causale doit s'éclairer mutuellement et ne peut être contradictoire; mais aussi, les objections que l'on adresse aux uns ne sont elles valables que si elles peuvent s'adresser aux autres.

c. A part cette digression, d'ailleurs toute négative, je n'ai considéré jusqu'ici les cas d'asyntaxie blastoporale qu'à un point de vue exclusivement descriptif. Les quelques remarques suivantes sur la cinématique de ces anomalies n'y apportent en vérité aucun aperçu neuf et original; mais il est instructif d'examiner jusqu'à quel point s'appliquent à un matériel nouveau, comme l'*Amphioxus*, des données théoriques acquises presque uniquement par l'étude des Amphibiens.

Le nom de «Hemmungsmissbildungen» par lequel O. Hertwig caractérise ses «spina bifida» introduit dans la définition purement actuelle et graphique de l'anomalie la double notion a) d'une cause perturbatrice agissant b) à un moment donné d'une évolution. Cette considération du temps, de l'ordre chronologique des processus sur lequel porte l'agent tératogène est exprimée plus nettement encore par le mot de Roux «Verzögerungsprodukte». Et c'est Roux qui a fait ressortir avec le plus de force et avec la plus claire conscience de son importance capitale, le fait qu'un grand nombre des différences, des «variations» qui s'observent au cours du développement, soit que l'on compare entre eux des œufs provenant de localités différentes, ou des œufs recueillis au commencement et à la fin d'une période de ponte ou encore (comme dans la plupart des cas expérimentaux) des œufs d'une même ponte soumis à des influences différentes, «wohl hauptsächlich nur auf Anachronismen in der Differencirung und dem Wachsthum der verschiedenen Theile beruhen» (40, XXII, pag. 438).

Ces anachronismes, qui peuvent s'observer à toutes les périodes de l'ontogenèse, comme l'auteur en fournit des exemples (40, XVIII, pag. 203), doivent s'interpréter dans ce sens «dass nicht die Processe an sich wesentlich verschieden sind, sondern dass bloß eine

'chronologische' Verschiedenheit bezüglich des Anfangs des Processes besteht» (40, XVI, pag. 114).

Les spina bifida, telles que les décrit O. HERTWIG (19) chez la grenouille, appartiennent à cette classe de malformations par anachronisme du développement. De même, nos cas d'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus nous offrent autant de cas d'anachronismes purs — anachronismes d'ailleurs complexes, car l'étude des extrémités rostrale et caudale de nos embryons y montrera, combinés à la «Verzögerung des Blastoporusschlusses» qui domine le tableau tératologique, plusieurs de ces «kleine Anachronismen» dont ROUX à montré l'importance pour l'interprétation des données embryologiques (40, XXII, pag. 458).

Certains embryologistes paraissent ne pouvoir se défendre d'un sentiment de défiance à l'égard des données de la tératogenèse et de leur emploi pour la solution des problèmes morphologiques généraux. Il jugent que les questions, telles que les pose l'étude de l'ontogenèse normale, sont déjà assez complexes et difficiles à définir avec précision, pour qu'il soit peu recommandable de les compliquer et de les obscurcir encore par la foule de détails accidentels et de questions accessoires qui s'accumulent autour des développements anormaux. Le reproche est sans doute très-légitime à l'égard de diverses classes de monstruosités, mais il ne peut s'adresser aux anomalies par anachronisme. Celles-ci n'introduisent en effet dans l'évolution aucun élément parasite, pas plus qu'elles n'en suppriment aucun élément normal. Comme cela ressort avec plus d'évidence encore de l'examen des embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* que de ceux de grenouille, les anachronismes ne font que pervertir l'ordre chronologique des processus, sans altérer ces processus eux-mêmes. De sorte que loin de «compliquer» l'ontogenèse, ils l'«expliquent», et ils en fournissent autant d'explications différentes — bien qu'essentiellement identiques — que leurs combinaisons produisent de formes anormales différentes.

De là la valeur des anachronismes comme instrument d'analyse embryologique: ils dissocient les groupements de processus qui, par leur coexistence habituelle dans le cours de l'ontogenèse, forment les phases, les stades successifs, normaux de celle-ci; ils isolent ces processus, ou les font rentrer dans d'autres groupements. Ce n'est pas le moment de nous demander quelle serait, théoriquement, la limite de ces dissociations, dans la hiérarchie des processus ontogénétiques. Les asyntaxies blastoporales qui nous occupent ont, à

titre d'anachronismes complexes (et, chez l'*Amphioxus*, purs), une portée analytique pratiquement bien définie; leur juridiction s'étend sur tout l'ensemble des processus qui se succèdent depuis le stade blastula jusqu'à la constitution d'un embryon à blastopore clos.

Parmi tous les processus, extrêmement inégaux comme valeur phylogénétique et infiniment variables dans l'ordre chronologique de leur apparition chez les différentes formes animales, qui remplissent cette période du développement, il en est un certain nombre qui coopèrent à un acte particulier, d'une importance morphologique capitale, s'accomplissant d'une façon parallèle chez tous les Métazoaires — à la gastrulation.

Chez tous les Métazoaires il y a une gastrulation et nous admettons que la «gastraea» fondamentale soit résumée dans l'évolution individuelle de chacun d'eux par un ensemble constant et uniforme de processus élémentaires — de mouvements cellulaires, si l'on veut. Mais on ne peut en conclure a priori que l'on doive retrouver chez tout animal donné un instant de son ontogenèse où son ébauche présentera, objectivement, les caractères de la «gastraea», c'est-à-dire que l'on doive trouver chez lui un «stade gastrula». De même que nous constatons des anachronismes accidentels au cours du développement de l'individu, nous pouvons admettre et l'observation nous oblige à admettre que des anachronismes se sont «phylogénétiquement» introduits et fixés dans le cours de ce développement et font aujourd'hui partie intégrante de l'ontogenèse: on peut dire, à ce point de vue que la plupart, sinon toutes les ontogenèses que nous étudions sont normalement anachroniques.

Concurremment avec les processus propres à la gastrulation — et souvent même avant ceux-ci, dès la blastula — peuvent s'ébaucher ou s'accomplir, chez la plupart des formes animales, une foule de phénomènes absolument différents. C'est cette immixion, dans la gastrulation, de processus hétérogènes qui place l'embryologie comparée en face de difficultés insurmontables, lorsqu'elle s'applique à comparer la «gastrula» des divers Métazoaires, tandis que l'analyse embryologique devrait se proposer de définir ce qui appartient en commun, dans leur développement embryonnaire, à la «gastrulation». Aussi me paraît-il d'un scepticisme prudent, lorsqu'on ne peut éviter ce terme de «gastrula», source de tant de malentendus, de spécifier, comme le faisait Driesch (9) que «das Wort Gastrula nur ein Bequemlichkeitsausdruck ist». Mais, n'en déplaise à l'auteur et à son mépris pour «phylogenetische Phantasien und haltlose Vergleichung»,

je crois beaucoup moins légitime d'admettre que «der Gastrulationsbegriff umfasst Vorgänge der allerheterogensten Art»: ce ne serait vrai que du «Gastrula»begriff[1].

La nécessité de clarifier la notion de gastrula ou, plutôt, la seule notion qui réponde à une réalité objective de l'ontogenèse, celle de gastrulation, s'est affirmée surtout depuis les travaux de LWOFF; de LWOFF date la réaction contre les définitions de plus en plus surchargées de particularités spécifiques qui tendraient à faire de la gastrulation des Vertébrés, comme le dit fort bien BRACHET (5), «une gastrulation spéciale, difficilement comparable à celle des autres Métazoaires» et dépouillée de sa haute portée morphologique.

Les étapes de cette féconde tendance analytique sont bien connues. HUBRECHT et KEIBEL en étant arrivés à dissocier la gastrulation traditionelle en deux phases, HUBRECHT (21) limita ensuite le processus à la première de ces phases et montra que son prétendu second temps appartient à un ordre de processus tout différents, qu'il nomma la «notogenèse». Grâce à la mise au point qui s'en suivit (KEIBEL **23**, HUBRECHT **22**, KEIBEL **24**) l'accord tend à se faire aujourd'hui sur cette question fondamentale dont dépend, en somme, en grande partie, l'avenir de l'embryologie comparée. Les recherches de BRACHET chez les Amphibiens (4, 5) l'ont, indépendamment et presque en même temps que HUBRECHT, conduit, quant à la nécessité de dissocier les processus généralement confondus sous le nom de gastrulation, à des conclusions qui s'accordent parfaitement avec les vues de ce dernier: confirmation d'autant plus importante, qu'elle est fournie par les Vértébrés inférieurs dont l'ontogenèse est la plus démonstrative au point de vue comparatif.

Si mince que soit la présente récolte de faits chez l'*Amphioxus*, la suite de ce travail suffira, je pense, à montrer qu'il y a quelque ingratitude dans la déclaration de guerre de HUBRECHT à l'*Amphioxus*, «als ganz ungeeigneter Ausgangspunkt für die Ontogenese der Verte-

---

[1] Bien entendu, les exemples de »gastrulation« invoqués par DRIESCH (*Echinus*, *Nereis*, *Geryonia*) ne touchent point à notre sujet; que la gastrulation se fasse par invagination, par épibolie ou autrement, ce sont là des modalités, aujourd'hui inexplicables et, d'ailleurs, souvent encore mal définies, qu'il faudrait analyser et dont il faudrait établir les relations exactes avec la gastrulation proprement dite, avant d'en tirer argument. Mais si l'on cherche des exemples de «gastrula» dans les traités, neuf fois sur dix on y trouvera figurés sous ce nom de beaux et bons embryons: les classiques «gastrula» d'*Amphioxus* en sont un exemple et les «gastrula» d'échinodermes pourraient bien rentrer dans la même catégorie.

braten» (**21**, pag. 67); l'ingratitude se double ici d'une mauvaise politique, car l'*Amphioxus* et surtout l'*Amphioxus* asyntaxique semblent devoir être les plus fermes alliés de l'auteur: chez peu de formes animales, les faits embryologiques s'harmonisent aussi parfaitement avec les vues de Hubrecht, de Keibel et de Brachet, et démontrent plus clairement la nécessité de réduire la gastrulation à la différenciation de l'hypoblaste intestinal.

C'est sur l'étude des cas d'asyntaxie blastoporale et, d'une façon générale, des anomalies par anachronisme, qu'il est permis de compter pour fixer les notions encore assez incomplètement définies de «céphalogenèse» et de «notogenèse» (au sens de Hubrecht) et pour préciser les relations de la notogenèse avec le mode d'édification du mésoblaste des Chordés. A côté des résultats importants qu'a fournis la grenouille et de ceux que promet une expérimentation méthodique chez l'*Amphioxus*, il serait extrêmement désirable de voir cette enquête s'étendre à nombre de formes (*Petromyzon*, Ascidies, etc.) chez lesquelles le succès expérimental est certain et donnera à peu de frais des résultats aussi neufs que précieux.

2. L'Amphioxus et la théorie de la concrescence.

L'embryon *Ma* est, de tous mes embryons asyntaxiques, celui chez lequel la diastase blastoporale est la plus complète; elle y est même totale, comme nous le verrons par la suite. Chez mes embryons, on peut observer tous les degrés de fermeture du blastopore; cette fermeture s'accomplit chez eux, comme chez l'*Amphioxus* normal, presque entièrement (mais pas exclusivement) dans le sens rostro-caudal.

J'emprunte à Cerfontaine sa description du processus chez l'*Amphioxus* normal: «la lèvre antéro-dorsale du blastopore progresse d'avant en arrière de façon à recouvrir dorsalement l'orifice de la cavité archentérique; les bords latéraux de l'orifice participent à ce mouvement de recul dans des portions de plus en plus rapprochées de la lèvre postéro-ventrale et en même temps ces bords latéraux se relèvent vers la face dorsale» (**6**, pag. 340). Ce mouvement général des lèvres antérieure et latérales, qui s'accompagne d'une prolifération cellulaire active sur tout le pourtour de l'orifice blastoporal, fournit les éléments de la «voûte archentérique», en même temps qu'il amène ces éléments à leur place définitive. Ce n'est qu'à un stade ultérieur, que s'ébaucheront les différenciations

organogénétiques, dans cette voûte primitivement formée d'une double assise cellulaire.

Chez nos embryons, la succession normale des processus est intervertie: les organes qui doivent être amenés à droite et à gauche de la ligne médiane par le fait de la fermeture de l'orifice blastoporal s'ébauchent en premier lieu loin de cette ligne médio-dorsale, à droite et à gauche de l'orifice, et les organes impairs et médians apparaissent au niveau des lèvres blastoporales latérales sous forme de deux demi-ébauches symétriques; la différenciation des demi-lames neurales, dont nous allons faire la connaissance dans un instant, la formation des gouttières mésoblastiques et la différenciation des demi-ébauches chordales forment un premier groupe de processus, groupe hétérogène dans lequel peuvent, d'ailleurs, intervenir toutes sortes d'anachronismes subalternes.

Vient alors, en second lieu, l'agencement de ces organes à la voûte de la cavité embryonnaire, avec, éventuellement, union sur la ligne médio-dorsale de leurs demi-ébauches. C'est là une seconde série de phénomènes, qui s'accomplissent progressivement d'avant en arrière, plus ou moins tôt ou plus ou moins tard, plus rapidement ou plus lentement, mais avec l'uniformité qui caractérise, au point de vue analytique, un processus unique et morphologiquement homogène: c'est la formation du dos de l'embryon.

Les observations de Cerfontaine laissent indécise la part de collaboration qui revient aux lèvres blastoporales latérales et à la lèvre blastoporale antérieure dans cette édification de la «voûte archentérique». Considérons les cellules qui forment le bord libre de la lèvre antérieure au moment où cette lèvre va commencer son prétendu «mouvement de recul». Retrouverons-nous de ces cellules ou des éléments cellulaires de leur lignée dans le bord antérieur de l'orifice blastoporal, lorsque celui-ci sera au quart, à demi, aux trois quarts clos? Si schématiquement que je le formule, tel est le problème dont dépend toute l'interprétation du mode de fermeture du blastopore et du mode de formation du dos de l'embryon. Mais les mouvements cellulaires dont il s'agit ne sont guère accessibles à l'observation, et l'étude du développement normal de l'*Amphioxus* se heurte ici à une difficulté à peu près insurmontable. De là résulte, visiblement, l'inconsistance des conclusions que Cerfontaine a pu tirer de ses excellentes observations, quant à la question de la concrescence chez l'*Amphioxus*.

Chez les embryons asyntaxiques, la dissociation chronologique

des processus nous place dans des conditions d'observation beaucoup plus favorables. Au moment où débutent la fermeture du blastopore et la notogenèse, les éléments cellulaires qui constituent les lèvres latérales de l'orifice sont déjà impliqués dans des phénomènes d'organogenèse; leur «prospektive Bedeutung» est clairement définissable et leurs rapports topographiques mutuels sont définitivement fixés.

Il suffit d'observer le phénomène sur l'embryon vivant (voir pag. 449, les caractères de mes embryons à 5 h. m.) pour déterminer le rôle qu'y jouent respectivement les lèvres antérieure et latérales du blastopore: les lèvres blastoporales latérales droite et gauche s'inclinent en bloc l'une vers l'autre et s'unissent bord à bord sur la ligne médio-dorsale; les organes siégeant au niveau de ces lèvres, à l'état d'ébauches plus ou moins différenciées suivant le retard qu'a subi le processus, sont amenés par ce mouvement transversal à leur place définitive au dos de l'embryon. Le phénomène débute à l'extrémité antérieure des lèvres latérales et se propage progressivement vers l'arrière. Chez mes embryons, les deux protosomites de la première paire étaient différenciés à l'extrémité antérieure des lèvres latérales dès 5 h. ou 5.30 h.m., heure où commença, chez la majorité d'entre eux, la fermeture du blastopore: le premier indice de cette fermeture fut le rapprochement dans le sens transversal de ces protosomites droit et gauche[1].

Quant au rôle joué par la lèvre antérieure dans ce phénomène, il est nul. Chez nos embryons asyntaxiques, il n'y a, à proprement parler, aucun «recul», aucune «progression vers l'arrière» de la lèvre blastoporale antérieure: cette lèvre et son bord sont choses fixes, que nous tâcherons de définir plus loin. Le «bord antérieur» qui limite du côté rostral l'orifice blastoporal à chaque stade de sa fermeture, n'a rien à voir avec la «lèvre antérieure»;

[1] La rotation des embryons sur leur axe rend l'observation assez délicate, mais on ne peut guère y remédier. En raison de la petitesse des objets, tout essai de contention aboutit à une compression difficile à graduer et à une réduction de la quantité d'eau entourant l'animal, auxquelles il ne tarde pas à succomber. L'addition à l'eau de mer d'une trace de bleu de méthylène ou, mieux, de Neutralroth (plus inoffensif) est fort bien supportée par les embryons et n'entrave pas leur développement: ils s'y colorent vivement, surtout au niveau des organes en voie de différenciation (protosomites), que l'œil suit alors beaucoup plus facilement malgré la rotation. Il est prudent, toutefois, lorsque les objets sont bien colorés, de les reporter dans l'eau pure.

il n'est, morphologiquement, rien, et n'a qu'une valeur descriptive, la valeur d'un accident momentané du stade que l'on étudie.

Nous reviendrons par la suite sur la lèvre blastoporale antérieure et sur l'importance qu'ont, pour l'édification de l'extrémité céphalique de l'embryon, les mitoses et l'invagination de cellules de l'ectoblaste dont cette lèvre est le siége (CERFONTAINE).

Laissons provisoirement de côté les extrémités rostrale et caudale de l'embryon et examinons de quelle façon s'opère la soudure des lèvres blastoporales latérales sur la ligne médiane du dos.

Le phénomène est surtout intéressant chez des embryons assez âgés, chez lesquels la différenciation des organes a été poussée assez loin avant que la fermeture du blastopore s'opère à leur niveau. Tel est l'embryon *Mk*, qui a fourni les figures 15, 16 et 17, Pl. 9. Il est âgé de $16^1/_2$ heures environ et pourvu de cinq paires de protosomites; la soudure des lèvres latérales du blastopore a atteint la 4e paire de protosomites.

La fig. 17 est prise à une coupe transversale passant par la 5e paire de protosomites (les deux moitiés de la coupe étant semblables, il a suffi d'en représenter une, la droite). L'orifice blastoporal (*Bl*) est largement ouvert; la figure montre la lèvre latérale droite du blastopore, le 5e protosomite droit (US^5) et la demi-lame neurale droite (*N*). Celle-ci, qui donne son principal intérêt à la coupe, s'est isolée du restant de l'épiblaste et commence à en être recouverte.

Nous constatons *de visu* l'existence de la demi-lame neurale et du protosomite et nous devons logiquement conclure qu'entre eux, au bord libre de la lèvre blastoporale, siège l'ébauche de la demi-chorde droite; mais quelles cellules au juste lui appartiennent et où sont ses limites, tant du côté du système nerveux que du côté du mésoblaste, il nous est impossible de le dire.

La coupe de la fig. 16 passe par le point où les deux lèvres blastoporales latérales arrivent au contact l'une de l'autre sur la ligne médiane. Dorsalement par rapport au point d'union des deux lèvres (indiqué par un noyau en mitose), nous trouvons les deux demi-lames neurales (*N*); ventralement, règne une gouttière médiane qui représente de toute évidence la gouttière chordale (*Ch*): il est visible que ses deux versants droit et gauche appartiennent respectivement aux lèvres droite et gauche du blastopore. Où finissent les demi-lames neurales et où commencent les demi-lames chordales, nous ne pouvons toujours pas en décider.

Cette coupe rase tangentiellement le bord libre de la «pseudo-lèvre blastoporale antérieure». Cinq coupes plus loin dans la direction rostrale (cinq fois 3 μ), nous obtenons la coupe représentée fig. 15, qui traverse le dos de l'embryon. Cette coupe est spécialement démonstrative parce que la suture blastoporale s'y est opérée d'une façon un peu vicieuse; au moment où les lèvres latérales se sont unies à ce niveau, la lèvre droite s'étendait horizontalement jusqu'à un peu au delà de la ligne médiane, tandis que la lèvre gauche, plus courte et enroulée sur elle-même, n'atteignait pas le plan médian. Il en résulte que leur ligne d'union est un peu reportée vers le côté gauche de l'embryon, dont la voûte est, par suite, un peu asymétrique; la demi-lame neurale droite est plus longue que la gauche et la gouttière chordale est un peu déviée vers la gauche[1].

Bien que la soudure des lèvres blastoporales soit un fait accompli, leur indépendance passée se reconnaît encore nettement à l'orientation des cellules; la continuité primitive de chaque demi-lame neurale avec la demi-chorde correspondante est encore parfaitement marquée. Le remaniement qui séparera complètement la lame neurale unifiée de la gouttière chordale n'intervient que plus tard; nous ne l'observons chez notre embryon que plusieurs coupes en avant de la fig. 15: il y a là une zône de transition dont je ne donne pas de figure, parce que l'arrangement des cellules y est trop difficile à analyser; plus rostralement encore, le dos de notre embryon est exactement semblable à celui d'un embryon normal.

L'orifice blastoporal de cet embryon est, en somme, déjà fort réduit; si le développement avait pu se poursuivre encore pendant une demi-heure ou une heure, avant l'intervention du liquide fixateur, nous aurions certainement trouvé le blastopore clos, le dos parfaitement régularisé, et plus rien n'aurait révélé chez l'animal la période tératologique traversée par son ontogenèse. Si près que l'embryon

[1] Ces soudures vicieuses sont fréquentes chez mes embryons; chez ceux, surtout où le blastopore ne se ferme que tard, à une époque où les somites, etc. sont déjà très-différenciés; il semble que ces organes formés dans les bords latéraux de l'orifice enlèvent à ceux-ci quelque chose de leur flexibilité et gênent leur parfaite coaptation. Parfois, la suture ne se fait pas suivant une ligne antéro-postérieure médiane, mais en zig-zag. Je signale en passant sans y insister, faute d'avoir pu l'analyser, un embryon du même âge et du même stade que celui-ci, chez lequel la soudure des lèvres latérales s'est faite tellement en dehors du plan médian, que la gouttière chordale tout entière semble appartenir, sur certaines coupes, à une même lèvre; la «Naht» aboutit ventralement à l'union de la gouttière chordale et du somite.

soit d'un retour complet à la normale, nous devons cependant le tenir pour très-monstrueux, vu que, dans les cas reposant comme celui-ci sur une perversion de l'ordre chronologique des processus, nous jugeons le degré de l'anomalie par l'écart anachronique entre le stade de l'embryon (cinq paires de protosomites) et l'état de son blastopore.

Adressons-nous, à présent, à un degré léger d'anomalie.

Les deux coupes transversales dont la partie dorsale est représentée par les figs. 13 et 14, Pl. 9, proviennent d'un embryon (*Me*) du même âge que notre embryon *Ma*, mais pourvu seulement d'une paire de protosomites.

Cet embryon ayant été débité en coupes de 3 μ, comme l'embryon *Ma* et ayant fourni 38 coupes, la comparaison topographique est facile. Sa 19e coupe rase tangentiellement le bord antérieur de l'orifice blastoporal, et celui-ci est ouvert sur la 20e. La fig. 14 représente la 17e coupe de l'embryon et correspond sensiblement à la 17e coupe de l'embryon *Ma* (fig. 5). La fig. 13 représente la 14e coupe de l'embryon. De ces deux coupes, l'une (fig. 14) passe à 3 coupes (3 fois 3 μ), l'autre (fig. 13) à 6 coupes (6 fois 3 μ) en avant de l'orifice blastoporal.

Sur la coupe de la fig. 14, les deux lèvres blastoporales conservent encore leur individualité; leurs bords libres délimitent un sillon vertical, comblé, sur la figure, par quelques éléments cellulaires appartenant au plan antérieur de la coupe. Nous passons, à ce niveau, par le fond, par l'extrémité antérieure d'une courte et étroite fissure médiane qui se prolonge sur les deux coupes suivantes (18e et 19e) et se continue, sur la 20e coupe, dans l'orifice blastoporal. Sur l'épaisseur de trois coupes, les lèvres blastoporales se sont donc réunies bord à bord, mais ne se sont pas encore soudées. La fente qui les sépare n'est que virtuelle; sa lumière n'est réelle sur la 17e coupe (fig. 14) que par suite des mitoses préalables à la soudure et de l'arrondissement des corps cellulaires qui les accompagne.

Sur la coupe de la fig. 13, la voûte de l'embryon est en train de s'égaliser et la continuité s'établit d'une lèvre à l'autre, feuillet à feuillet. Mais ici encore, l'affrontement des deux bords s'étant fait un peu irrégulièrement, le feuillet cellulaire interne de la lèvre gauche recouvre celui de la lèvre droite: la ligne de soudure est oblique.

Chez cet embryon, il n'existe encore aucun signe d'une différenciation de la chorde et du système nerveux.

Ces deux embryons *Mk* et *Me* nous présentent deux modalités un peu différentes du mode d'union des lèvres blastoporales latérales:

l'un nous montre un raphé dorsal, l'autre une fissure dorsale. Le processus, toutefois, est le même et nous pouvons, pour le résumer, employer les paroles mêmes de RABL (38) et dire que les lèvres latérales du blastopore «von zwei Seiten her symmetrisch gegeneinander rücken, so dass stets korrespondirende Punkte der beiden Seitenränder zur Verwachsung kommen».

Là où nous voyons s'effectuer la concrescence des lèvres blastoporales latérales, nous constatons la formation du système nerveux central et de la chorde aux dépens de deux demi-ébauches latérales et symétriques.

Mais je noterai dès à présent la lacune considérable que laisse dans mes observations le manque de tout renseignement sur la façon dont se terminent à leur extrémité rostrale ces demi-ébauches neurales et chordales. Passent-elles dans la lèvre blastoporale antérieure de façon à entourer comme un anneau l'extrémité antérieure de l'orifice, ou sont-elles confinées dans l'étendue des lèvres blastoporales latérales, je l'ignore. Seuls, des embryons très-avancés au point de vue de l'organogenèse et présentant encore une diastase totale des lèvres blastoporales pourront nous dire si la chorde de l'*Amphioxus* est une formation purement blastoporale ou si elle présente à son extrémité rostrale (primitive, avant tout remaniement secondaire) une portion préblastoporale.

L'étude du développement normal de l'*Amphioxus* me parait incapable de trancher la question.

La genèse de la chorde chez l'*Amphioxus* a été jusqu'à présent interprétée par les auteurs en conséquence des vues où les avait conduits leur examen du mode de fermeture du blastopore, c'est-à-dire dans un sens hostile à l'«Urmundtheorie». CERFONTAINE est logiquement ramené à concevoir la chorde comme un organe blastoporal et à déduire du mode de fermeture du blastopore que l'ébauche chordale «fait son apparition sur tout le pourtour de l'orifice d'invagination et qu'elle s'accroît en longueur par concrescence des parties latérales qui se trouvent dans la zône d'accroissement de l'embryon, d'abord à droite et à gauche de l'orifice d'invagination, plus tard à droite et à gauche du canal neurentérique» (6, pag. 354). De sorte que l'ébauche chordale «a d'abord la forme d'un croissant; ensuite ce croissant s'agrandit, par extension d'avant en arrière, de ses pointes et de son bord concave; enfin ses pointes se rejoignent en arrière et l'ébauche prend la forme d'un ruban circulaire» (pag. 347).

L'«invagination des petites cellules ectoblastiques» fort bien décrite par l'auteur, lui permet de conclure justement à l'origine ectoblastique de la chorde. Mais nous verrons plus loin que cette invagination ectoblastique pourvoit, au niveau de l'extrémité postérieure de l'embryon, à l'édification du mésoblaste caudal. Nous devons donc faire toutes nos réserves sur cette identification admise par l'auteur entre l'extrémité postérieure de ce «ruban circulaire» et l'extrémité postérieure d'une ébauche chordale annulaire; cette «zône étroite de cellules ectoblastiques qui contourne les lèvres latérales et la lèvre postéro-ventrale de l'orifice d'invagination» (pag. 346) est, en partie au moins et probablement en totalité, l'ébauche du mésoblaste caudal, derrière le canal neurentérique (voir pag. 497 et sq.).

Quant à la forme de croissant, embrassant par sa concavité le pourtour antérieur de l'orifice blastoporal (en voie de fermeture) que CERFONTAINE reconnaît à la plaque notochordale, elle ne permet aucune conclusion sur le point important de la question, c'est-à-dire sur la participation ou la non participation de la lèvre blastoporale antérieure vraie à la constitution de la chorde. Les observations de CERFONTAINE ne nous montrent ce croissant chordal que lorsque la voûte «archentérique» est en train de s'édifier, c'est-à-dire, comme l'enseignent mes embryons asyntaxiques, lorsque les lèvres blastoporales latérales ont commencé à s'unir sur la ligne médiane à leur extrémité antérieure; la partie médiane de l'ébauche s'allonge vers l'arrière à mesure que recule le bord antérieur de l'orifice blastoporal. Mais la chorde résulte-t-elle de la soudure de deux demi-ébauches purement latérales, et son aspect de fer-à-cheval n'est-il que secondaire et, morphologiquement, faux, comme est fausse la «lèvre blastoporale antérieure» mobile, dans l'épaisseur de laquelle elle s'accroît vers l'arrière[1]? Ou bien les deux ébauches chordales

[1] C'est ce qui me paraît le plus vraisemblable, sans que j'ose l'affirmer. Il n'est pas douteux, au contraire, que le névraxe provienne d'une ébauche en fer-à-cheval réellement périblastoporale, à la constitution de laquelle participent des éléments cellulaires de la lèvre blastoporale antérieure vraie, en avant de l'encoche blastoporale primitive. Toutefois le fait n'est pas objectivement démontré chez notre *Amphioxus*.

La forme en croissant des ébauches chordale et neurale et l'origine de la chorde et du névraxe aux dépens de demi-ébauches latérales symétriques ont été établies pour la première fois par E. VAN BENEDEN & C. JULIN dans leur monographie des Tuniciers (3). Leurs conclusions, auxquelles ne manquait que le mot concrescence, ont été confirmées notamment par v. DAVIDOFF (7, 8);

latérales se continuent-elles, dès le début, l'une dans l'autre, à leur extrémité antérieure, au niveau de la lèvre blastoporale antérieure vraie par un pont transversal préblastoporal? Si importante que soit la solution du problème pour définir la valeur morphologique de la chorde de l'*Amphioxus*, ni les observations de CERFONTAINE ni mes embryons ne peuvent le résoudre.

Conclusions et remarques.

J'ai rappelé au début de cette étude en quels termes se posait la question de la concrescence chez l'*Amphioxus*, après la thèse de O. HERTWIG (**19**) et sa critique théorique par RABL (**39**). Et l'on sait que les travaux des auteurs qui s'efforcèrent de trancher objectivement la question les ont conduits à rejeter unanimement les conclusions de HATSCHEK sur lesquelles O. HERTWIG avait édifié sa théorie.

a. Le développement normal de l'Amphioxus et la théorie de la concrescence.

CERFONTAINE (**6**) ayant réussi à déterminer avec certitude l'orientation de l'orifice blastoporal par rapport à l'axe de l'embryon et le sens dans lequel s'opère la fermeture de cet orifice, en est revenu à ce que l'on peut appeler l'interprétation de HATSCHEK. C'est là un résultat définitivement acquis.

Mais l'auteur croit ensuite pouvoir conclure de ses observations, que la fermeture du blastopore résulte d'un phénomène de concres-

---

les considérations théoriques par lesquelles ce dernier terminait ses observations sur *Distaplia* répondent, comme on le sait, parfaitement à la théorie qu'édifiait à la même date O. HERTWIG dans son «Urmund und Spina bifida».

A part la fin de non recevoir, assez expéditive, opposée par C. RABL (39) aux conclusions de DAVIDOFF, les Tuniciers n'ont, depuis, joué qu'un rôle assez effacé dans le débat sur la théorie de la concrescence. Pour les mêmes raisons que chez l'*Amphioxus*, le développement normal ne permet guère, chez eux, de se prononcer avec certitude sur une foule de questions relatives au mode de fermeture du blastopore, aux relations de ses lèvres avec la chorde, le système nerveux et le mésoblaste, etc., que les cas d'asyntaxie blastoporale permettraient de trancher ou de poser avec précision. Aussi serait-il hautement désirable de voir l'expérimentation s'adresser à des Ascidies simples, comme *Ciona*, *Ascidia* sp., etc., dont les œufs, volumineux, relativement transparents et à développement rapide, fournissent un matériel excellent, très-sensible à toutes les influences tératogènes.

cence, et que la genèse et l'accroissement de la chorde et du système nerveux sont également l'effet d'une concrescence de leurs parties latérales. Jusqu'à quel point la déduction est-elle légitime? Il est nécessaire de l'examiner, pour juger de l'appui mutuel que peuvent se prêter à ce sujet le développement normal et le développement asyntaxique.

Cerfontaine constate que la fermeture du blastopore débute à son extrémité antérieure avant que l'invagination gastruléenne se soit complétée à l'extrémité postérieure de l'embryon. Le bord postérieur reculant par le fait de l'invagination, tandis que les bords antéro-latéraux progressent vers l'arrière, l'orifice lui-même change de place et est reporté vers la future extrémité caudale de l'embryon. Ces changements dans la topographie de l'orifice blastoporal et les changements de forme et de dimensions qui les accompagnent sont en relation avec le mouvement d'extension des lèvres de l'orifice. L'étendue du blastopore se réduit «parce que la lèvre antérieure continue à progresser vers l'arrière, les lèvres latérales se rapprochent l'une de l'autre et la lèvre postéro-ventrale se relève vers la face dorsale» (pag. 328). Du rapprochement de tous ces faits, l'auteur finit par conclure: «Il semble qu'en tenant compte de la façon dont l'orifice se déplace en même temps qu'il diminue d'étendue, on puisse admettre, sans pouvoir en faire l'observation directe, qu'au niveau de l'extrémité antérieure de l'orifice sur la médio-dorsale, s'accomplit un rapprochement progressif des parties latérales et dans ce rapprochement on peut voir un phénomène de concrescence» (pag. 345).

L'auteur résume à plusieurs reprises son interprétation, en nous parlant d'«un processus de concrescence», d'«une concrescence», etc.; mais à quelle concrescence entend-il se rallier? Si peu pertinente que puisse paraître la question, toutes ses conclusions en dépendent, et je me permettrai de m'y arrêter un instant. Il est à noter que le terme de concrescence, en devenant d'usage courant dans le langage embryologique, y est devenu, trop souvent, d'usage banal. C'est ainsi que nous apprenons parfois que l'on observe, chez tel embryon, «une sorte de concrescence» ou même «un certain degré de concrescence», une concrescence «limitée à une certain région du corps» et c'est dans le même courant d'idées que nous entendons parfois repousser «la concrescence» comme une hypothèse superflue «attendu que les faits s'expliquent aussi bien sans elle».

Rien de plus déplorable, à mon avis, que cet usage exclusive-

ment descriptif du mot. Abstraction faite de la verité ou de la fausseté de la théorie de la concrescence, ce qui fait sa valeur et son importance n'est point d'être un schéma descriptif sous lequel se rangent certaines modalités plus ou moins fréquentes de la cinématique embryonnaire, mais d'être une théorie, c'est-à-dire une vue synthétique et explicative des phénomènes ontogénétiques.

La causalité historique ne pouvant être séparée de la causalité mécanique dans l'explication du développement individuel, la théorie de la concrescence aboutit, pour celui qui s'y rallie, à poser un certain nombre de conditions nécessaires auxquelles doit satisfaire toute spéculation sur la filiation généalogique des formes animales, embryonnaires ou adultes. Bien que O. Hertwig ait formellement défendu sa théorie de toute compromission avec les «phylogenetische Folgerungen, welche ja ihrer Natur nach nur Hypothesen von sehr zweifelhaftem Werth sein können» (19, pag. 374), il est permis de penser qu'elle implique forcément une hypothèse phylogénétique générale et qu'elle doit et ne pourrait faire autrement que de se traduire en hypothèses phylogénétiques spéciales.

Ces théories admettent, implicitement ou explicitement, à travers les remaniements «cénogénétiques» qui peuvent masquer l'ordre naturel et la signification des processus, le même fait capital: la coaptation symétrique des lèvres blastoporales latérales, coaptation ayant pour effet d'amener à leur place définitive, à la voûte neurale de l'embryon, des organes ou ébauches d'organes se répondant par couples d'un côté à l'autre de la ligne médiane, dès leur origine et par leur origine. Que ces ébauches soient rigoureusement symétriques, il n'importe; mais, à part les mouvements résultant éventuellement de l'accroissement des organes ou de l'embryon, cette édification de la face neurale se ferait transversalement, sans déplacements dans le sens longitudinal et sans intervention de la lèvre blastoporale antérieure[1].

[1] Les vues déjà anciennes de Sedgwick et de Caldwell et la théorie esquissée dès 1891 par E. van Beneden (1) sur «l'existence d'organismes cérianthiformes dans la lignée ancestrale des Artiozoaires» — théorie épousée par Hubrecht (21) avec des sentiments de tuteur — ont été en somme, avant la publication du mémoire de O. Hertwig, une application anticipée de la double doctrine de l'«Urmund» et de la concrescence. Et aucune hypothèse n'implique plus rigoureusement et plus logiquement les postulats fondamentaux de cette théorie. Je ne puis me permettre une opinion sur les homologies qu'elle présume quant au mésoblaste; mais il est intéressant de remarquer avec quelle précision mes embryons asyntaxiques rappellent, anatomiquement, la *Cerianthula* théorique

Tel semble devoir être le postulat fondamental de toute hypothèse phylogénétique fondée sur la concrescence — et de toute concrescence. A ce premier point de vue, le rôle prépondérant (et fût-il si minime, la conclusion resterait la même) que CERFONTAINE accorde à la lèvre blastoporale dans l'édification de la voûte archentérique, devrait, s'il n'est pas une des images trompeuses dont le développement normal, rapide et condensé de l'*Amphioxus* est si riche, interdire de tirer argument de ce dernier en faveur de la théorie de la concrescence. Je ne puis trouver, dans le travail de l'auteur, les motifs qui l'ont déterminé à se rallier à cette interprétation plutôt qu'à l'interprétation opposée de RABL; toute sa description eût dû, semble-t-il, le faire opter de préférence pour la probabilité d'une «extension des bords antérieur et latéraux vers un point excentriquement placé au voisinage de l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal», plutôt que pour celle d'un accolement symétrique des lèvres blastoporales latérales.

Si parfaitement que les observations de CERFONTAINE nous rendent compte de la marche observable des processus, elles laissent le problème de la concrescence chez l'*Amphioxus* dans l'état où l'avait placé la polémique de RABL. Abstraction faite de la difficulté née de sa conception du rôle de la lèvre antérieure, difficulté que nos embryons asyntaxiques lèvent en montrant la non-participation, chez eux, de la lèvre blastoporale antérieure à la notogenèse, le résultat positif de ces observations est cependant important. Elles nous démontrent définitivement la validité des conclusions de HATSCHEK quant à l'orientation de l'orifice blastoporal et à son extension primitive dans toute l'étendue de la face dorsale future de l'embryon; de sorte qu'on ne peut plus exclure a priori la possibilité de la concrescence chez l'*Amphioxus*, alors que les résultats concordants de tous les observateurs, depuis KLAATSCH jusqu'à MORGAN,

---

du travail de 1891 de VAN BENEDEN. Interprété dans ce sens, mon embryon *Ma* (Phot. Pl. 7) serait presque une variété discoïdale de *Cerianthula mediterranea* du stade I (à 6 loges) (2, pag. 113 sqq.). Le retard de développement que présente, chez cet embryon, le «vordere Darmdivertikel», joint à son apparente intercalation ultérieure entre les extrémités rostrales des zônes mésoblastiques droite et gauche, pourront faire penser à ces organes antérieurs médians (loge directrice, etc.) qui, chez les Cérianthides, se forment après les loges et les sarcoseptes voisins et, moins anciens dans l'ordre évolutif que les organes antérieurs latéraux, s'intercalent secondairement entre eux (2, pag. 119). Le «vordere Darmdivertikel» de l'*Amphioxus*, comme nous le verrons plus loin, n'appartient pas, génétiquement, à l'étage dorsal, mésoblastique de l'embryon.

en impliquaient la négation radicale. Mais la réalité de la concrescence ne semble, décidément, pas objectivement démontrable chez l'embryon normal.

b. Le développement asyntaxique de l'Amphioxus et la théorie de la concrescence.

La fermeture du blastopore et la notogenèse présentent de façon évidente et typique, chez nos embryons, tous les caractères nécessaires pour que la théorie de la concrescence puisse prendre sur eux un appui. Avec quelle légitimité pouvons-nous appliquer au développement normal de l'*Amphioxus* les conclusions que nous fournit son développement ataxique et, dans ce cas spécial, de quel droit pouvons-nous appliquer les données de la tératogenèse à la solution du problème embryologique?

Pour admettre la concrescence au sens de O. Hertwig, Rabl réclamait que «müsse man vor dem jeweiligen Vorderende des sich verkleinernden Urmundes stets eine Verwachsungsspur, eine Naht — und mag dieselbe auch noch so vergänglich sein — nachweisen können» (39, pag. XVI).

Il est un fait que ni Hatschek, qui ne la chercha pas spécialement, ni les auteurs qui se sont par la suite attachés à trancher la question de la concrescence chez l'*Amphioxus*, en prenant précisement pour criterium cette suture, ne l'ont pas trouvée; l'on peut conclure aujourd'hui qu'il n'y a pas de «Naht» observable et, en somme, qu'il n'existe pas de «Naht» chez l'*Amphioxus* à développement normal.

Mais son absence a-t-elle un valeur démonstrative? Pas plus chez *l'Amphioxus* que chez *Distaplia* par exemple, où v. Davidoff n'a pu la représenter, ce qui permit à Rabl de rejeter en bloc ses conclusions, si voisines de celles de O. Hertwig. Comme le remarque Keibel, dans son excellent article (24, pag. 1030), «wenn man eine Naht nachweist, dann ist freilich die Concrescenz oder wenn man will Connascenz bewiesen. Sie ist aber keineswegs widerlegt, wenn man keine Nahtspur nachweisen kann.»

O. Hertwig (20, pag. 716) explique d'une façon fort plausible l'absence de toute suture visible chez l'*Amphioxus*, par le fait que la soudure des lèvres latérales s'opère chez lui très-progressivement, n'intéresse que très-peu de cellules à la fois et est immédiatement suivie d'une séparation des deux feuillets, interne et externe. Nos embryons asyntaxiques fournissent la preuve du bien fondé de

cette explication; le processus de fermeture du blastopore étant retardé ou ralenti, la «Naht» apparaît et c'est, naturellement, chez les embryons où les ébauches ou demi-ébauches d'organes ont eu le temps d'atteindre le plus haut degré de différenciation avant leur mise en place définitive à la voûte dorsale, que la suture sera la plus marquée: très-nette et relativement longue chez l'embryon âgé *Mk* (figs. 15 à 17, Pl. 9), elle est courte chez l'embryon jeune et peu monstrueux *Me* (figs. 13 et 14, Pl. 9).

Nous voyons la suture dorsale s'affirmer ou s'effacer suivant le degré de l'anomalie. C'est là une forte présomption en faveur de l'existence d'une «Naht» virtuelle ou fonctionnelle dans l'édification de la «voûte archentérique» de l'embryon normal.

Chez nos embryons asyntaxiques, le cours des processus n'est altéré que pour autant qu'ils devraient conduire à la constitution de la voûte dorsale: les organes s'ébauchent en leur temps, à droite et à gauche du blastopore largement ouvert, aux dépens de cellules qui contribuent, à ce moment, à former les lèvres latérales de l'orifice. Lorsque, ultérieurement, l'anomalie se corrige, le sens des mouvements cellulaires qui accompagnent et qui amènent l'agencement des organes à la voûte embryonnaire est, en somme, d'une extrême simplicité; de ce processus sont, visiblement, exclues «die bei einer exzentrischen Zusammenziehung des Blastoporus stattfindenden Zellenverschiebungen» dont Kopsch (28) oppose l'intervention éventuelle à toute conclusion en faveur de la concrescence.

Tous les embryons asyntaxiques, considérés isolément, nous fournissent les mêmes résultats quant à la topographie originelle des ébauches d'organes et quant au processus par lequel se régularise secondairement leur anomalie, quel que soit leur degré d'asyntaxie, jusqu'au degré trop léger ou trop tôt corrigé où tout criterium commence à nous manquer. Est-ce au delà de ce degré, chez l'embryon normal, qu'il faut admettre des remaniements cellulaires capables de rompre le parallélisme entre les deux modalités normale et anormale du développement? C'est peu vraisemblable; mais en outre, il est à remarquer que tous les cas d'asyntaxie que nous observons représentent simplement, abstraction faite des processus organogénétiques qui s'y établissent, des stades divers du développement normal, figés anachroniquement en cet état pour une période variable: tout ce qui est chez eux développement, y est développement normal. Je crois donc absolument légitime d'appliquer directement à l'élucidation des processus du développement normal de l'*Amphi-*

oxus les données fournies par l'examen des cas d'asyntaxie blastoporale. A défaut d'un cell-lineage s'étendant jusqu'aux dernières phases de l'embryogenèse, l'analyse des divers degrés de diastase blastoporale suffit à établir que toute la différence entre les deux modalités de la cinématique embryonnaire se réduit à une pure question chronologique.

Développement asyntaxique et développement normal consistent dans le même total des mêmes mouvements cellulaires. Les principes de la théorie de la concrescence trouvant leur vérification rigoureuse dans le mode de fermeture du blastopore et dans les phénomènes d'organogenèse qui accompagnent la notogenèse anachronique chez les embryons asyntaxiques, il est légitime de tenir pour démontré, encore que les faits échappent à l'observation, que la fermeture du blastopore et la constitution de la voûte archentérique se font, chez l'*Amphioxus* normal, par concrescence.

3. Matériaux pour une analyse de la gastrulation chez l'Amphioxus.

L'embryon *Ma* servira de point de départ à cette étude. La question qui se pose maintenant à son sujet est celle-ci: A quel degré s'est arrêtée chez lui la fermeture du blastopore? Nous présente-t-il une «totale Urmundspalte» (O. Hertwig), est-ce un «embryon annulaire», ou un état intermédiaire entre l'asyntaxie blastoporale totale et l'état normal? La question est plus complexe qu'elle ne paraît à première vue et sa solution exigerait que nous définissions à quel moment, chez l'*Amphioxus*, la gastrulation proprement dite doit être tenue comme achevée. Si nous employons la terminologie courante, notre question se formulerait en demandant à quel stade la gastrulation s'est arrêtée chez notre embryon, pour céder le pas aux différenciations organogénétiques; nous trouvons encore cette terminologie dans le traité de O. Hertwig (**20**, pag. 715 sq.) et Cerfontaine paraît n'avoir pas su s'en dégager; s'il n'ose plus appeler «gastrula» ses embryons dont le blastopore est presque fermé, il en caractérise encore le stade comme la «fin de l'invagination gastruléenne» (pag. 412, explication de la fig. 8, Pl. 20, et passim); j'ai déjà dit que les phénomènes de fermeture du blastopore chez les embryons asyntaxiques rendent cette interprétation inacceptable et démontrent, dans la formation de la voûte embryonnaire, un ordre

de processus absolument indépendants de la gastrulation proprement dite.

Nous examinerons à présent les extrémités rostrale et caudale de nos embryons, dont nous n'avons pas tenu compte jusqu'ici. Ces embryons présentent entre eux les plus grandes inégalités dans la marche des processus à leurs extrémités antérieure et postérieure; un embryon plus âgé qu'un autre et plus avancé que lui dans le développement de son mésoblaste (dans le nombre de protosomites différenciés) peut être considérablement en retard sur cet autre quant à l'évolution de son extrémité rostrale, ou de son extrémité caudale, ou des deux à la fois; ce sont là les «petits anachronismes», indéfiniment variés, qui nous permettront, par la combinaison des images fournies par les différents embryons, de construire une forme réunissant les traits les plus primitifs de chacun d'eux. Pour cela, nous devrons en appeler aux stades antérieurs de l'ontogenèse. Je m'appuierai surtout sur les données de Cerfontaine, dont les scrupuleuses observations doivent inspirer toute confiance, et dont les figures ont le mérite d'être rationnellement orientées.

A. Extrémité rostrale de l'embryon.

La fig. 12, Pl. 9, représente une coupe d'un embryon (*Mb*) du même âge que notre embryon *Ma* et pourvu, comme ce dernier, de deux paires de protosomites. La coupe est longitudinale et passe par l'axe de l'embryon; mais elle est oblique, de telle façon qu'elle intéresse, du côté droit de l'embryon, les deux protosomites (US^1, US^2) et le fond de la gouttière mésodermique non segmentée (*ms*), tandis qu'elle passe, de l'autre côté, par la paroi ventrale du tube digestif, à gauche du plan médio-ventral. Il est facile de se rendre compte de l'orientation exacte de la section, si on la rapproche des figs. 79, 80, Pl. 7 de Hatschek (17), et l'on comprendra qu'elle rase tangentiellement la chorde dorsale (*ch*). La persistance anachronique d'un orifice blastoporal largement ouvert révèle immédiatement le caractère anormal de l'embryon à son extrémité postérieure; nous le figurons surtout en vue de cette dernière, à étudier plus loin; toute la région antérieure de l'animal en avant de l'orifice blastoporal, étant parfaitement normale, nous servira ici de point de comparaison. A son extrémité rostrale, la cavité intestinale (*E*) se termine en un cul-de-sac, le cul-de-sac entérique antérieur (*A*); celui-ci ne constitue, au point de vue descriptif, que l'extrémité antérieure de

l'enteron, avec lequel il se continue sans que rien indique la limite entre les deux. Comme on le sait, HATSCHEK (17) a fait connaître l'évolution très-particulière de ce «vordere Darmdivertikel» et établi qu'il donne naissance aux «diverticules céphaliques» droit et gauche, qui jouent un rôle important dans la constitution de l'extrémité rostrale et de la cavité buccale définitive[1]. HATSCHEK a tracé la destinée de ce cul-de-sac antérieur de l'enteron à partir du moment où apparaissent les replis mésodermiques de l'embryon; ceux-ci s'étendent depuis le quart antérieur jusqu'à l'extrémité caudale du corps; en avant d'eux, «in der vorderen Region des Embryo, in welche sich die Mesodermfalten nicht erstrecken, wird das Entoderm niedriger (fig. 35, 36)» (pag. 38): c'est là le «vordere Darmdivertikel».

Ce cul-de-sac se retrouve, avec les mêmes caractères, chez tous les embryons normaux; il s'y présente comme un sac spacieux, dont la paroi cellulaire demeure en repos jusqu'au moment où s'édifient les diverticules latéraux. Dès le moment où le blastopore commence à se fermer, ce sac forme l'extrémité antérieure de la cavité embryonnaire.

Si nous revenons à présent à notre embryon *Ma* (Pl. 8, Pl. 9 figs. 1 à 11) nous remarquerons immédiatement le peu de développement que présente chez lui le cul-de-sac antérieur de son étage ventral. La lèvre antérieure du blastopore est ici coupée à pic et le cul-de-sac (*A*) est tout à fait rudimentaire. Les figs. 1 à 3, Pl. 9 complètent à ce sujet les renseignements fournis par la photographie. La 6e coupe de l'embryon (fig. 1) traverse la paroi antérieure du cul-de-sac; la 7e coupe (non figurée) rase tangentiellement cette paroi; la 8e (fig. 2) traverse la cavité; la 9e et la 10e (fig. 3) passent par la lèvre blastoporale antérieure et montrent l'endroit où le cul-de-sac se continue dans l'enteron et communique, par son intermédiaire, avec l'étage dorsal de l'embryon. Comme étendue dans le sens antéro-postérieur, la cavité du cul-de-sac ne mesure donc que l'épaisseur de deux coupes. Mais les nombreuses mitoses que nous constatons dans ses parois (5e à 8e coupes, fig. 1 et 2), tant à sa voûte qu'au niveau de ses faces latérales et à sa paroi antérieure, y témoignent d'une activité cellulaire considérable. Des états rudimen-

---

[1] Dans un travail publié en 1898, j'ai cru pouvoir soutenir que, contrairement à l'opinion de HATSCHEK, le «diverticule céphalique gauche» ne naissait pas, comme le diverticule droit, du «vordere Darmdivertikel», mais résultait d'une invagination de l'ectoderme à la face latérale gauche de l'embryon. Il est à peine nécessaire de dire que c'était une erreur. Tout ce mémoire de 1898, observations et conclusions, doit, sur ce point, être tenu pour non avenu.

taires moins prononcés du «vordere Darmdivertikel», appréciables seulement par une comparaison minutieuse avec les formes normales et par des numérations de coupes, s'observent chez d'autres embryons de ma série asyntaxique: ils s'accompagnent constamment d'une abondance de figures mitosiques, qui contraste avec le repos complet de l'epithelium du cul-de-sac chez les embryons où cet organe a acquis en temps normal son développement régulier, et qui contraste également avec le repos de l'epithelium intestinal proprement dit. Il semble naturel et légitime de conclure que le diverticule en question, en retard dans son évolution chez ces embryons, y est activement occupé à regagner le temps perdu.

Ces cas nous présentent donc une anomalie très-nette, un sensible défaut de parallélisme dans le développement de l'étage ventral de l'embryon. Si nous tenons compte du processus par lequel s'édifie normalement cet étage ventral au cours des phénomènes d'invagination qui transforment la blastula en embryon à deux feuillets, la dislocation chronologique du processus chez nos embryons nous apparaîtra non comme un simple ralentissement, mais comme une véritable interversion, comme un anachronisme, qui doit nous engager à examiner les faits de très-près et à nous demander si l'enteron et son cul-de-sac antérieur sont bien, morphologiquement, une seule et même formation.

L'examen de la question nous oblige à remonter jusqu'à des stades très-précoces de l'ontogenèse, sur lesquels nos embryons asyntaxiques ne peuvent nous fournir aucun renseignement objectif. Je puiserai donc largement dans la description que Cerfontaine nous a donnée de cette période du développement; outre que ses résultats doivent inspirer la plus grande confiance par la précision et le soin des observations, mes observations personnelles, pour autant qu'elles ont porté sur ces stades de l'embryogenèse normale, concordent avec les siennes et je tiens pour établir les faits qu'il décrit.

Définissons d'abord le «vordere Darmdivertikel» au point de vue topographique.

La figure 12, Pl. 20 de Cerfontaine permet de se rendre compte de l'étendue et de la position de l'organe chez un embryon normal, plus jeune que celui de notre fig. 12, Pl. 9, c'est-à-dire avant toute différenciation mésoblastique et chordale. En conséquence de toutes ses observations, avec lesquelles je suis pleinement d'accord, l'auteur indique sur sa figure, par un cercle noir, la position approximative de l'extrémité antérieure future des ébauches chordale

et somitale, ainsi que le niveau transversal où a fait son apparition, à un stade antérieur, la première ébauche de l'orifice blastoporal (l'encoche blastoporale primitive) et de son bord, la lèvre blastoporale antérieure. Le point correspondant, tel qu'il résulte de l'examen de la chorde et des protosomites sur la série des coupes, est marqué dans ma fig. 12 par une étoile.

La description que j'ai donnée de l'embryon *Ma* (Pl. 8; figs. 1 à 11, Pl. 9), jointe à notre interprétation du mode de fermeture du blastopore chez les embryons asyntaxiques font déjà prévoir en quel sens doit s'expliquer la topographie de l'extrémité rostrale de cet embryon *Ma*: c'est sur sa 9e ou sa 10e coupe (fig. 3) que tomberaient le cercle noir de Cerfontaine ou mon étoile. Notre embryon *Ma* représente, par son extrémité antérieure (seule en question ici) une «totale Urmundspalte» un cas d'asyntaxie blastoporale complète. Son orifice blastoporal n'a pas encore commencé à se fermer et le bord antérieur de cet orifice (fig. 3) représente encore la véritable lèvre blastoporale antérieure morphologique (*U.L.a.*).

Nous apercevons à présent, entre le «vordere Darmdivertikel» (*A*) et le reste de l'enteron (*E*) une différence qualitative que la figure schématique 2 dans le texte aidera à définir. Ce schéma résume l'embryogenèse de l'*Amphioxus* (asyntaxique et normal) telle que je la conçois; ce n'est en somme qu'une coupe sagittale, simplifiée et demi-réelle, du modèle de cire de l'embryon *Ma*, à laquelle je superpose une voûte embryonnaire telle qu'elle résulte de la soudure des lèvres blastoporales latérales; les limites des protosomites (*US*1, *US*2) et des gouttières mésoblastiques (*ms*) y sont projetées dans le plan médian et j'indique par des hâchures ce qui prend la place de l'orifice blastoporal, soit par concrescence formelle (notogenèse), soit par suite du «relèvement de la lèvre blastoporale postérieure» (paroi postérieure de l'embryon depuis l'anus [*An*] jusqu'au canal neurentérique [*C.N.*]: voir plus loin). J'y fais naturellement abstraction de la question de savoir si les ébauches chordale (*Ch*) et neurale

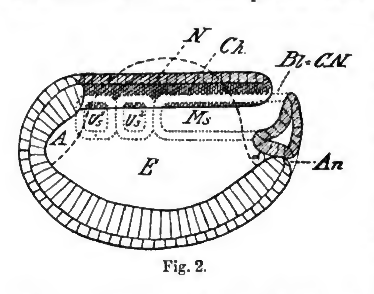


Fig. 2.

(*N*), qui occupent la ligne médio-dorsale, s'étendent dans le sens rostral au delà de la zône hâchurée, n'ayant aucun renseignement quant à la participation positive ou négative de la lèvre blastoporale antérieure à leur édification.

Le cul-de-sac entérique (*A*) siège sous la lèvre antérieure du blastopore. Tout le reste de la cavité entérique (*E*) n'acquiert une voûte que par le fait de la concrescence: concrescence des lèvres blastoporales d'abord, qui lui fournit comme voûte provisoire les ébauches mésodermiques et la chorde, concrescence ensuite des «Darmlippen» latérales, qui ferme l'orifice prostomial et isole définitivement le tube intestinal.

Le cul-de-sac entérique antérieur, au contraire, n'a rien à voir avec la concrescence; il est préblastoporal, et reçoit une voûte *ab initio*, par le fait des processus d'invagination qui donnent naissance à la lèvre blastoporale antérieure.

En éliminant la formation du mésoblaste et la notogenèse des phénomènes propres à la gastrulation, et n'y comprenant que l'édification de l'étage ventral de l'embryon, nous pourrions, provisoirement, dire avec Garbowsky (**12**) qu'il n'y a de formées dans la gastrula, que la paroi antérieure et la paroi ventrale de l'embryon. Ces deux parois ont-elle même origine et même signification? C'est ce que nous devons à présent examiner.

Les faits établis ou confirmés par les recherches de Cerfontaine, qu'il est nécessaire de se rappeler en vue de cette analyse sont les suivants:

Comme Samassa (**41**) fut le premier à le noter, l'invagination «gastruléenne» (nous employons le mot, sous bénéfice d'inventaire) s'accomplit progressivement d'avant en arrière. La calotte de macromères de la blastula (son hémisphère végétatif) s'aplatit et la première ébauche de l'orifice blastoporal apparaît comme une encoche transversale siégeant à l'extrémité antérieure de cette zône aplatie. Cette encoche résulte d'un mouvement d'abaissement de la plaque des macromères le long de son bord antérieur et cette dénivélation est elle même en relation avec une active prolifération des petites cellules de la blastula; ces petites cellules «sont entraînées à l'intérieur et tapissent du côté antéro-dorsal l'encoche produite par la dépression des macromères» (6, pag. 321).

Dès ce moment, il est important de le noter, la lèvre blastoporale antérieure est définitivement formée et, comme nous l'avons conclu de l'examen des embryons asyntaxiques, sa position, la posi-

tion de son bord libre, sont fixes et immuables; c'est à sa face profonde qu'émigrent les petites cellules de la blastula.

Poursuivons le résumé des observations de l'auteur. Tandis que le mouvement de descente de la lame de macromères se prononce de plus en plus à son extrémité antérieure et tandis que, la prolifération des petites cellules continuant à son niveau, l'encoche blastoporale primitive s'approfondit et se transforme en cul-de-sac, les mêmes phénomènes s'accomplissent de proche en proche d'avant en arrière. La multiplication et l'invagination des petites cellules de la blastula se propagent le long des bords latéraux de la zône des macromères; celle-ci s'enfonce toute entière sous le niveau primitif de la paroi blastuléenne et les lèvres blastoporales latérales apparaissent. La lèvre antérieure (l'encoche transversale) et les lèvres latérales se continuent l'une dans l'autre, entourant comme un fer à cheval à concavité postérieure l'orifice blastoporal désormais nettement délimité.

Ces observations de Cerfontaine complètent et corrigent de la façon la plus heureuse celles de Lwoff et dissipent l'obscurité qui résultait, chez ce dernier, de son interprétation fausse de l'orientation de l'orifice blastoporal par rapport à l'axe de l'embryon. Pour tous ces processus, qui se déroulent préalablement à toute fermeture du blastopore, la description est évidemment valable chez nos embryons asyntaxiques. Chez eux aussi, nous devons admettre «qu'il se produit une inflexion de petites cellules sur tout le pourtour du blastopore, mais que cette invagination se produit plus tôt au niveau de la lèvre antéro-dorsale pour s'étendre ensuite progressivement sur les bords latéraux et gagner en dernier lieu la lèvre postérieure» (pag. 325). Ce sont là des phénomènes communs aux deux types de développement, normal et asyntaxique.

Mais en même temps que tous ces processus s'accentuent (avec l'avance que conserve toujours l'extrémité antérieure) et en même temps que la plaque hypoplastique finit, en effaçant le blastocèle, par prendre sa place définitive au plancher de l'embryon, l'orifice blastoporal commence à se fermer.

Dès ce moment, le développement normal et le développement asyntaxique divergent.

Nous avons déja vu plus haut dans quel sens une interprétation du mode de fermeture du blastopore fondée sur l'examen de mes embryons doit s'écarter des conclusions de Cerfontaine. Celui-ci, en

raison surtout de l'importance de la prolifération cellulaire au niveau de la lèvre blastoporale antérieure, a été amené à attribuer à cette dernière un rôle prépondérant dans l'occlusion de l'orifice blastoporal, rôle si considérable que ce n'est pas fausser le sens de ses conclusions que de dire que, pour lui, la voûte archentérique se constitue non seulement aux dépens de la lèvre antérieure, mais aussi des lèvres latérales.

Chez nos embryons asyntaxiques, au contraire — qui nous fournissent indubitablement la vraie traduction morphologique des faits — le dos de l'embryon se forme par concrescence des lèvres blastoporales latérales, et la lèvre antérieure ne prend aucune part au phénomène. Cette lèvre antérieure reste fixe, là où elle a apparu lors de la formation de l'encoche primitive; lorsque le dos de l'embryon se forme, elle cesse d'être visible par le simple fait que les lèvres latérales s'unissent immédiatement derrière elle. Schématiquement, on peut se représenter le système de sutures qui résulte de la fermeture du blastopore comme se terminant à son extrémité antérieure en forme de T.

La lèvre blastoporale antérieure n'intervient pas dans la fermeture du blastopore. Il en résulte que tout le matériel de petites cellules dont Cerfontaine nous montre fort bien l'active prolifération et l'invagination au niveau de cette lèvre antérieure, n'appartient pas à la même formation morphologique que les deux zônes latérales de petites cellules qui s'invaginent le long des lèvres latérales du blastopore. Celles-ci sont blastoporales et vont contribuer à édifier, en tout ou en partie, la «voûte archentérique» de l'embryon normal ou ce que j'ai appelé l'étage dorsal, mésoblastique de l'embryon asyntaxique. Nos petites cellules de la lèvre antérieure, au contraire, préblastoporales par leur origine et préblastoporales par leur «prospective Bedeutung», n'ont rien à voir avec l'étage dorsal de l'embryon.

Où les retrouverons-nous chez l'embryon? A la face profonde de la lèvre antérieure; c'est-à-dire, si nous nous rappelons le mode d'invagination, à son extrémité antérieure, de la plaque des macromères — de l'hypoblaste —, à la paroi antérieure ou antéro-dorsale de l'étage ventral de l'embryon. Mais cette paroi antérieure appartient, dès les premiers stades, au cul-de-sac entérique antérieur: et c'est donc dans la constitution de la paroi de ce cul-de-sac qu'interviennent, pour une part qu'il est d'ailleurs impossible de déterminer avec précision, les cellules en question.

Il me semble que l'on peut conclure avec quelque vraisemblance, de cette laborieuse analyse, que la paroi du cul-de-sac entérique antérieur a, en partie au moins, pour origine les petites cellules de l'hémisphère animal de la blastula qui prolifèrent et s'invaginent au niveau de la lèvre blastoporale antérieure.

Ou, en d'autres termes: le tube intestinal de l'embryon d'*Amphioxus*, hypoblastique dans sa presque totalité, présente à son extrémité rostrale une région (dont les limites ne sont pas actuellement établies, «vordere Darmdivertikel» en tout ou en partie) non hypoblastique, provenant d'une invagination de cellules de l'hémisphère animal de la blastula au niveau de l'extrémité antérieure du blastopore. Cette zône cellulaire, à laquelle rien, dans le développement normal de l'*Amphioxus*, ne permettrait de soupçonner une origine ectoblastique, c'est l'édification de l'étage dorsal de l'embryon, c'est-à-dire la notogenèse, particulière aux Chordés, qui *a*) intercepte sa communication primitive avec l'extérieur; *b*) rompt ses connexions avec l'épiblaste; et *c*) la confine sous le plan de l'orifice prostomial à l'état d'enclave de l'hypoblaste[1].

Deux remarques sont ici nécessaires:

1. J'ai laissé de côté, dans tout ce qui précède, la considération du système nerveux central et de la chorde, faute de renseignements suffisants sur leurs relations avec l'extrémité antérieure morphologique de l'orifice blastoporal. Mais une objection est à prévenir: on pourra opposer à mon interprétation que les petites cellules ectoblastiques qui s'invaginent au niveau de l'encoche blastoporale primitive ne sont autre chose que l'ébauche de la chorde dorsale, entourant en anneau le bord antérieur du blastopore. J'ai déjà fait mes réserves au sujet de cette nature annulaire vraie de l'ébauche chordale, à

[1] Comme il ne s'agit ici que d'une «Arbeitshypothese», je me bornerai à renvoyer le lecteur qui jugerait qu'il vaille la peine de préciser les termes du problème, aux nombreux travaux sur le développement du tractus stomodéal des Invertébrés et, tout particulièrement, aux recherches de Zelinka sur les Rotifères (**43**) et à la belle Embryologie des Capitellides de H. Eisig (**10**). La distinction fondamentale établie par Eisig entre les ébauches du stoma et de l'œsophago-pharynx, stomatoblastes et œsophagoblastes, et ses aperçus sur la valeur embryologique et phylogénétique différente de ces deux portions du stomodæum sont, au point de vue de la question que nous occupe, d'une importance capitale.

laquelle je ne crois pas, pas plus chez l'*Amphioxus* que chez les Amphibiens; en l'admettant même, il ne s'agirait que d'une étroite bandelette cellulaire de peu d'importance, à l'extrême bord libre de la lèvre blastoporale antérieure, tout à fait insuffisante à nous rendre compte de l'active prolifération cellulaire qui accompagne l'abaissement, sous le niveau superficiel de la blastula, de la plaque hypoblastique à son extrémité antérieure. Cette prolifération donne naissance à une véritable plaque cellulaire, interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste.

2. Si nous devons exclure la nature chordale de cette plaque, nous devons aussi exclure la nature somitale de ses dérivés présumés, des diverticules céphaliques de HATSCHEK, et ceci est ma seconde remarque.

Dans la dernière partie de son mémoire, beaucoup moins approfondie que la première, CERFONTAINE examine, assez hâtivement, un certain nombre de questions relatives au mode de développement des somites de l'*Amphioxus*. Il nous déclare à ce sujet: «En avant de la première paire de somites dans l'ordre chronologique, se développe tardivement une nouvelle paire de vésicules qui seront les premières dans l'ordre topographique . . . Cette formation a été décrite par HATSCHEK sous le nom de ‚Bildung zweier vorderer Endoderm-Säckchen'» (6, pag. 371 et 373). Ce sont les diverticules céphaliques, nés du cul-de-sac entérique antérieur, et l'auteur croit pouvoir conclure à leur sujet: «D'après l'exposé de HATSCHEK, ces diverticules ont une destinée différente de celle des suivants, mais il me parait évident, d'après leur mode de formation, et d'après leur aspect dans les premiers temps de leur existence, que ces vésicules de la première paire, topographiquement, ont la même signification morphologique que celles qui sont situées plus en arrière» (pag. 373).

Abstraction faite de toutes les considérations émises plus haut, c'est là une conclusion que je nie formellement: ni le mode de formation de ces diverticules, sur lequel l'auteur ne nous fournit d'ailleurs aucun détail, ni leur «aspect», ni leurs relations topographiques et génétiques avec la première paire de protosomites et leur «Kopffortsatz» ne permettent de supposer que cette «paire de diverticules qui se constitue tardivement à l'extrémité antérieure doive être considérée comme l'équivalent d'un segment primordial» (pag. 376). Ceci est, à mon avis, absolument faux; j'espère le démontrer prochainement dans l'étude d'organogenèse que je prépare sur

cette question et sur le développement de l'extrémité rostrale de l'*Amphioxus*[1].

C'est à l'expérimentation à confirmer ou à condamner les conclusions auxquelles m'a conduit l'analyse des processus qui se déroulent à l'extrémité antérieure du blastopore. Je ne les donne qu'à titre provisoire, moins comme le point de départ de considérations morphologiques très-prématurées que comme un programme d'observations à venir.

Mon but actuel étant avant tout de réunir des matériaux, je me bornerai à rapprocher des données fournies par l'examen de mes

[1] Je note à ce propos, pour n'y plus revenir, que CERFONTAINE s'efforce de distinguer chez l'*Amphioxus* un mésoblaste gastral et un mésoblaste péristomal, tout en reconnaissant que «ce ne sont que deux parties d'une même formation morphologique» (pag. 368) et il invoque à l'appui de sa thèse les «vordere Darmdivertikel».

Il déduit, des caractères spéciaux qu'y présente l'«entérocœlie», que «les trois premières paires de vésicules mésoblastiques antérieures [y compris les diverticules céphaliques, prétendue première paire] se distinguent des suivantes, et cette étude au sujet du caractère entérocœlique de l'*Amphioxus* nous confirme dans notre opinion qu'on peut distinguer dans le mésoblaste une portion antérieure se formant à la voûte de l'archenteron, dans l'étendue de la gastrula (mésoblaste gastral) et une portion postérieure (mésoblaste péristomal) évoluant aux dépens de la zône d'accroissement» (pag. 374). Pourquoi?

Après avoir conclu que l'alternance qui s'observe chez l'adulte entre les somites de droite et de gauche est «primitive» (lisez «très-précoce»: c'est dans ce sens que la perforation de l'anus à gauche est primitive), l'auteur fait des réserves pour «les deux premières paires topographiquement parlant» [y compris toujours les diverticules céphaliques] (pag. 381), et il ajoute: «la nécessité de faire cette réserve au sujet des vésicules qui se développent à la voûte de la cavité archentérique, dans l'étendue de la gastrula, est une nouvelle confirmation de ce fait que nous pouvons distinguer une portion gastrale et une portion péristomale dans le mésoblaste de l'*Amphioxus*» (pag. 390). Encore une fois, pourquoi??

Je ne trouve pas, dans le travail de CERFONTAINE, d'autre argument en faveur de cette distinction, à laquelle il paraît attacher tant d'importance. Encore faudrait-il s'entendre: adjuge-t-il au mésoblaste gastral les deux premières paires de protosomites vrais (argument tiré de l'entérocœlie) ou seulement la première paire (argument de l'alternance)? Mon embryon *Ma* (Phot. 1 et 2, Pl. 8) suffit à démontrer qu'elles sont toutes deux «péristomales»! Quant aux diverticules céphaliques de HATSCHEK, ils sont hors de question; si l'on veut trouver chez l'*Amphioxus* un mésoblaste gastral, au sens que BRACHET (4) donne à ce terme chez les Amphibiens, ce n'est pas dans le «vordere Darmdivertikel» qu'il le faut chercher, mais dans les «Kopffortsätze» des somites de la première paire.

embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* quelques faits du développement normal et anormal de la grenouille, qui pourront peut-être les éclairer et s'en éclairer.

1. L'étude de ses spina bifida a fourni à O. Hertwig, sur la «Kopfdarmhöhle» de la grenouille, des renseignements auxquels il serait intéressant de pouvoir comparer les indications tirées des cas d'asyntaxie blastoporale de l'*Amphioxus*. Après avoir reconnu que l'«épibolie bilatérale» de W. Roux doit s'interpréter comme la concrescence des lèvres blastoporales latérales, O. Hertwig insiste sur l'importance et sur la variété des phénomènes d'invagination qui interviennent dans la gastrulation de *Rana*, concurremment aux phénomènes épiboliques.

Pour Roux, à côté des processus qui conduisent à l'enveloppement de l'hémisphère blanc de l'œuf, «eine Einstülpung kommt dabei bloß insoweit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hinwandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung derselben, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle» (**40**, XXIII, pag. 529). Mais O. Hertwig nous montre d'autres invaginations: «so bildet sich durch eine echte Einstülpung, die vom dorsalen Urmundrand ausgeht, die ansehnliche Kopfdarmhöhle aus» (voir Pl. 17, figs. 1, 9, 15, 16, etc.). Il semblerait que ce phénomène doive être considéré comme différent et indépendant de l'invagination vitelline, car, même dans les cas de malformation les plus extrêmes, interprétés par Roux comme des cas d'anentoblastie, «ist eine bald mehr oder minder geräumige, zuweilen in Buchten auslaufende Kopfdarmhöhle vorhanden, die lediglich durch Einstülpung entstanden ist» (**19**, pag. 427, 428).

C'est, il est à peine besoin de le remarquer, tout à fait dans le même sens que j'ai, en me basant sur l'examen de mes embryons asyntaxiques et sur les données de Cerfontaine (**6**), conclu à la nécessité de distinguer, chez l'*Amphioxus*, entre la formation du cul-de-sac entérique antérieur (en tout ou en partie) et la formation de l'enteron.

Que l'on veuille bien comparer mon schéma, fig. 2, pag. 486 (en supprimant la voûte embryonnaire due à la concrescence, ce qui le ramène à une coupe sagittale de mon embryon *Ma*) avec la fig. 9, Pl. 17 de O. Hertwig (coupe sagittale de l'embryon représenté in toto fig. 10, Pl. 16). Ce sont deux cas de «totale Urmundspalte» (quant à leur extrémité céphalique tout au moins; nous nous occuperons

plus loin de l'extrémité caudale), chez lesquels le bord antérieur de l'orifice blastoporal n'a encore subi aucune modification du fait de la concrescence et représente encore la lèvre blastoporale antérieure vraie. Supposons, chez notre *Amphioxus*, l'hypoblaste épaissi de façon à égaler en importance l'amas de cellules vitellines de la grenouille (jusqu'au niveau de la ligne pointillée du schéma, par exemple); la correspondance topographique de la «Kopfdarmhöhle» (*Kdh*) de l'une, du cul-de-sac entérique antérieur (*A*) de l'autre sera évidente: position préblastoporale, fait de posséder dans la lèvre blastoporale antérieure une voûte qui ne doit rien à la concrescence, nous retrouvons chez la grenouille asyntaxique tous les caractères anatomiques par lesquels j'ai défini ce cul-de-sac chez l'*Amphioxus*. On pourrait ajouter que HERTWIG a noté chez ses divers embryons un développement très-inégal de la «Kopfdarmhöhle», laquelle peut manquer complètement (fig. 8 Pl. 17): cette variabilité dans l'époque où se forme ce diverticule serait encore un trait commun, si l'on se rappelle ce que j'ai dit, notamment, de mon embryon *Ma*[1].

Ce parallèle purement topographique n'autorise évidemment aucune conclusion; l'apparente indépendance de la «Kopfdarmhöhle» des embryons de HERTWIG vis-à-vis du reste de l'enteron, ainsi que sa nature purement entérique et non «archentérique» (sa nature d'étage embryonnaire ventral) devraient être confirmés par son développement. Celui-ci nous fournit-il chez la grenouille quelque indice d'une formation comparable à ce que je considère chez l'*Amphioxus* comme une zône ectoblastique intercalée à l'extrémité rostrale du tube intestinal? Pour autant que je puisse me permettre un jugement sur l'ontogenèse des Amphibiens, la question me paraît encore insoluble actuellement. La «Kopfdarmhöhle» de l'embryon normal («cul-de-sac archentérique antérieur» de BRACHET) est, dès son apparition comme cavité, un tout complexe; les éléments qui interviennent dans la formation de sa voûte sont hétérogènes et les

[1] Il faut noter que O. HERTWIG, s'il indique nettement les caractères de la «Kopfdarmhöhle» chez ses embryons totalement asyntaxiques, s'écarte, dans la suite de son travail, de cette description qui pouvait sembler une définition. A en juger par ses figures, il ne maintient pas de limite nette entre le cul-de-sac intestinal céphalique et le tube intestinal qui se forme par la suite; lorsqu'il décrit des embryons chez lesquels la concrescence a déjà fait des progrès considérables (embryon O, Pl. 16, figs. 11 et 12, et Pl. 17, fig. 4), les mêmes lettres (*Kdh*) et la même étoile servent à indiquer respectivement la cavité et le débouché extérieur d'une portion du tube digestif qui n'est évidemment plus la «Kopfdarmhöhle» proprement dite, «lediglich aus Einstülpung entstanden».

ébauches d'organes qui s'y différencient sont d'origine et de valeur très diverses; quant à sa cavité, nous ne sommes encore définitivement fixés ni sur son mode d'extension vers l'avant, ni sur l'amplitude de ce qui, dans cette extension vers la face antéro-ventrale de l'œuf, est réellement rostral [1].

S'il était bon de noter, par provision, la possibilité, chez les Amphibiens, d'une interprétation des faits semblable à celle que suggère l'*Amphioxus*, il est inutile de presser plus une homologie problématique.

2. Chez l'embryon asyntaxique d'*Amphioxus*, la lèvre antérieure du blastopore, sitôt formée, reste fixe: l'orifice blastoporal se ferme derrière elle par apposition et soudure des lèvres latérales; il en est certainement de même chez l'embryon normal, bien que les faits n'y soient pas accessibles à l'observation directe. Aussi ai-je combattu l'emploi du nom de «lèvre blastoporale antérieure» pour désigner le bord antérieur de l'orifice en voie de fermeture.

Un ensemble de travaux trop imposant a traité du mouvement de recul, du cheminement vers l'arrière, de l'abaissement de la «lèvre blastoporale antérieure» des Amphibiens, pour que la prescription ne soit pas acquise en faveur de ce terme chez la grenouille. Il est bon de noter, toutefois, pour prévenir les malentendus, que chez la grenouille, normale et asyntaxique, comme chez l'*Amphioxus*, le bord antérieur de l'orifice blastoporal, qui recule a mesure que cet orifice se rétrécit, n'est pas la lèvre blastoporale antérieure morphologique, et que le matériel de cette lèvre antérieure vraie n'intervient pas dans l'édification du dos de l'embryon.

Bien que Kopsch se refuse à admettre une concrescence chez la grenouille, il constate que «die Wachsthumszone für Rumpf und Schwanz liegt in der Gegend der freien Schenkel des U-förmigen Blastoporus» et que «während der Gastrulation kommen linke und rechte Hälfte der Wachsthumszone für Rumpf und Schwanz miteinander zur medianen Vereinigung» (**29**, pag. 77, 78).

[1] «En avant et au dessus du repli cérébral transverse, l'archenteron se prolonge en un vaste cul-de-sac, duquel part même un court diverticule qui n'est que l'ébauche du foie» (Brachet **4** pag. 155). Evidemment, ce n'est point jusqu'à ce niveau que s'étend l'extrémité morphologiquement r o s t r a l e de la «Kopfdarmhöhle» proprement dite. Vraisemblablement, celle-ci ne répond (Morgan & Tsuda) qu'à la seule extrémité antérieure de la tête; mais «how much of the embryo is formed in front of the first position of the dorsal lip is still a matter of dispute» (Morgan **36**, I).

Brachet (4) prend acte des déclarations de Kopsch relativement à l'origine des matériaux qui concourent à la notogenèse, et les confirme. Il se prononce en faveur de la concrescence; toutefois, l'importance de principe qu'a, pour la théorie, la question de l'intervention ou de la non intervention de la lèvre blastoporale antérieure dans la notogenèse semble n'avoir pas attiré son attention. Pour lui, «la distinction entre lèvre dorsale et lèvres latérales n'a qu'une valeur purement descriptive» (pag. 143) et «la lèvre dorsale s'abaisse par accroissement et soudure de proche en proche avec les[1] lèvres latérales» (pag. 161). L'auteur, visiblement, ne considère que le bord blastoporal antérieur mobile et non la lèvre antérieure.

Après s'être d'abord prononcé contre la valeur, comme faits ou comme interprétation, des expériences de Roux et après avoir admis un recul réel de la lèvre blastoporale dorsale (34), Morgan est revenu par la suite sur ses objections; il conclut de ses propres expériences que le matériel de la lèvre dorsale ne s'étend pas vers l'arrière pour produire les lèvres blastoporales latérales, mais que ces dernières, chez l'embryon asyntaxique comme chez l'embryon normal, se forment in situ (35, 36 I pag. 253). Cette vue est mise au point et clairement résumée dans la dernière publication de l'auteur sur la question:

«The dorsal lip appears first and advances rapidly backwards, while the lateral lips are forming. In fact, the advance of the dorsal lip is largely due to the incorporation into it of the material that is being constantly brought up to the middle line by the lateral lips. As the lateral lips develop faster nearer the anterior end, the result is that the dorsal lip appears to advance more rapidly backwards than the lateral lips advance from the sides; but there can be little doubt that this backward advance is not due, to any extent, to the material that first appears at the dorsal lip moving backwards but to the lateral lips coming up to the midde line» (36 X pag. 603).

Je crois bon de citer le passage in extenso, parce qu'il n'est pas seulement la traduction morphologique des faits chez la grenouille, mais également chez l'*Amphioxus*, auquel il peut s'appliquer textuellement. Il implique formellement, dans la conception de la

---

[1] Souligné par moi: «avec les lèvres» ou «des lèvres»? Là serait précisément la question.

notogenèse chez l'Amphibien normal, ce rôle négatif de la lèvre antérieure que démontrait l'examen de mes embryons asyntaxiques d'*Amphioxus* et qui, comme je l'ai soutenu plus haut, est un postulat essentiel de la théorie de la concrescence.

3. Comme le dit fort justement BRACHET, «lorsque les lèvres blastoporales se soulèvent, lorsque de virtuelles elles deviennent réelles, c'est que le blastopore va commencer à se fermer et c'est que le dos de l'embryon va commencer à se former» (4). La fermeture du blastopore et ses différenciations ultérieures sont des phénomènes qui transforment la gastrula en un embryon de Chordé et qui donnent naissance, depuis le repli cérébral transverse jusqu'à l'anus, à tous les organes axiaux caractéristiques du Chordé.

Mais dans cette notogenèse particulière aux Chordés et résultant, du moins chez l'*Amphioxus*, du mode d'édification de l'étage mésoblastique de l'embryon, seules les lèvres blastoporales latérales entrent en ligne de compte; la lèvre antérieure reste un témoin passif de toute cette série de processus qui lui sont étrangers: ceci pourrait nous amener à nous demander si la lèvre antérieure de l'orifice blastoporal mérite réellement le nom de lèvre «blastoporale» et si elle est morphologiquement et phylogénétiquement comparable aux lèvres blastoporales latérales.

B. Extrémité caudale de l'embryon.

LWOFF (31) s'est le premier élevé contre l'opinion de HATSCHEK relative au rôle tout à fait passif, à la non intervention de la lèvre postérieure dans la fermeture de l'orifice blastoporal. De ses observations et de l'examen des figures mêmes de HATSCHEK, il conclut que la face ventrale de l'embryon se recourbe progressivement et devient convexe, ce qui s'accompagne d'un mouvement d'élévation de son bord (le bord ventral ou postérieur du blastopore). Il en résulte que ce dernier participe à la fermeture de l'orifice, qui «hauptsächlich infolge dieses Processes seine frühere Stellung verliert und allmählich nach der Rückenseite verschoben wird». Et il en résulte aussi que le dernier reste de l'orifice blastoporal (qui, comme l'avait noté HATSCHEK, persiste longtemps à l'extrémité postérieure du dos de l'embryon et finit par être inclus dans le canal neurentérique dont il partage le sort) «ist auf solche Weise, streng genommen, keineswegs der hinterste Theil desselben» (pag. 15).

Tous les auteurs qui suivirent, se ralliant à l'idée que le blastopore est, par son origine, postérieur et non dorsal, en ont appelé à ce relèvement de la lèvre blastoporale postérieure pour expliquer la position dorsale de son dernier reste perméable et du canal neurentérique (Klaatsch, Sobotta, Samassa, Morgan & Hazen).

Cerfontaine, tout en reconnaissant la position dorsale du blastopore et le sens rostro-caudal de sa fermeture, confirme entièrement les conclusions de Lwoff quant au déplacement final du bord postérieur de l'orifice vers la face dorsale, en même temps qu'il nous fournit quelques renseignements importants sur les phénomènes cellulaires qui accompagnent ce processus et sur l'édification de la paroi postérieure de l'embryon qui en est le résultat. Ses figures 4 et 5, Pl. 20, montrent que «l'on observe des mitoses abondantes au niveau du bord postérieur du blastopore, au moment où la cavité de segmentation s'efface dans la lèvre postéro-ventrale, et ces karyokinèses continuent à se produire, nombreuses, dans cette région, pendant que s'y accomplissent, d'une façon concomitante, l'apparition d'une série de petites cellules dans la paroi invaginée et le cheminement de la lèvre postérieure vers la face dorsale de l'embryon» (6, pag. 325).

Cette invagination de petites cellules «ectoblastiques» venant doubler la face interne de la lèvre postéro-ventrale n'est que l'extension finale à l'extrémité postérieure du blastopore, du même phénomène dont l'auteur nous à montré le début à l'extrémité antérieure (on sait nos restrictions sur ce point) et la propagation graduelle vers l'arrière le long des lèvres blastoporales latérales. J'ai déjà fait mes réserves quant aux relations trop exclusives que l'auteur admet entre l'ébauche notochordale et cette zone de cellules invaginées, formant lorsqu'elle est complètement édifiée «un ruban circulaire, très-large dans la partie située en avant de l'orifice d'invagination et dont la largeur va diminuant sur les côtés droit et gauche, pour se réduire à un minimum au milieu de son bord postérieur» (6, pag. 347).

Chez l'embryon normal d'*Amphioxus*, le bord postérieur de l'orifice blastoporal se relève donc à la fin de la période de notogénèse, comme Lwoff l'avait admis; et la lèvre postéro-ventrale, en s'accroissant et s'étendant vers la face dorsale, fournit à l'embryon la paroi postérieure qui semblait jusqu'alors lui manquer. En outre, contrairement à l'opinion de Lwoff, cette extension de la lèvre postéro-ventrale s'accompagne d'une émigration de petites

cellules, provenant du feuillet externe de l'embryon et contribuant à former la paroi interne de cette lèvre le long de son bord libre.

Rien ne permet d'apprécier, chez l'embryon normal, ni l'étendue dorso-ventrale de cette zône de cellules invaginées, ni la part qui lui revient dans l'édification de la paroi postérieure du corps. Ce dernier processus échappe à l'analyse en raison même de sa simplicité et se réduit, pour l'observateur, à l'exhaussement progressif d'un repli épithélial uniformément constitué dans toute sa largeur.

Chez nos embryons asyntaxiques, 1°) l'opposition qui, comme nous allons le voir, s'établit, dès le début de l'édification de l'étage dorsal (mésoblastique), entre le bord libre des lèvres blastoporales, délimitant l'orifice blastoporal, et les «Darmlippen», circonscrivant l'orifice prostomial, et 2°) l'indépendance qui en résulte, topographiquement si nettement marquée, de cet étage dorsal vis-à-vis de l'étage ventral (hypoblaste intestinal) fournissent des indications précieuses sur le rôle respectif des deux étages embryonnaires dans la constitution de la paroi postérieure du corps.

L'embryon *D* (figs. 21 à 27, Pl. 9) par lequel je commence cette étude n'appartient pas à la série asyntaxique *M*, mais provient d'une culture d'embryons «normaux». La malformation qu'il présente à son extrémité postérieure doit être fréquente, car j'en ai relevé plusieurs cas parmi mes embryons débités en coupes. Bien que nous n'ayons pas assisté à l'établissement de l'anomalie, la genèse et la signification de celle-ci ne permettent aucun doute: elle nous offre exactement un stade ultérieur des anomalies présentées par nos embryons asyntaxiques. Son examen sera donc une introduction naturelle à celui de ces derniers.

L'embryon *D* est pourvu de 10 (peut-être 11) paires de protosomites. Toute son extrémité céphalique et la plus grande partie du tronc sont parfaitement normales et répondent, anatomiquement, à un stade intermédiaire entre celui des embryons à 9 et à 13 segments figurés par HATSCHEK (17, figs. 50 à 53 et 54 à 57); les «vordere Darmdivertikel» sont en train de s'isoler, la glande en massue est ébauchée, etc. Un coup d'œil sur la fig. 54 de HATSCHEK renseignera sur les dispositions que présente normalement à son extrémité postérieure un embryon de ce stade; on pourra noter qu'à part l'accroissement du nombre des protosomites, ces dispositions restent désormais absolument invariables jusqu'au moment où l'anus se per-

fore à l'extrémité postérieure du tube intestinal et où le canal neurentérique perd son débouché «entérique» (figs. 61, 61, 66 de HATSCHEK).

Chez notre embryon *D*, l'extrémité caudale de la cavité embryonnaire est subdivisée par une cloison horizontale (figs. 21 à 27, *dl*) en deux étages superposés: l'étage ventral forme un cul-de-sac (α) prolongeant en arrière la direction de l'enteron; l'étage dorsal (β) continue la direction des gouttières mésoblastiques et communique à son extrémité postérieure, par une boutonnière de sa voûte, avec la cavité du système nerveux central (canal neurentérique, *C. N.*).

L'examen des coupes transversales rend compte des détails de cette disposition. Les figures 22 et 23 montrent le bord antérieur libre de la cloison horizontale (*dl*) et la bifurcation à son niveau de la cavité embryonnaire en ses deux étages (β et α). La cloison, encore incomplète sur la fig. 22, se complète sur la coupe de la fig. 23; ses cellules s'ordonnent en deux couches épithéliales sur la fig. 24, et ces deux assises cellulaires se séparent sur les coupes suivantes pour former, l'une, le plancher de l'étage dorsal, l'autre, la voûte du cul-de-sac ventral.

Le cul-de-sac ventral α de la fig. 23 est, visiblement, le prolongement direct de la gouttière hypoblastique intestinale *E* des figs. 21 et 22. Nous pouvons le poursuivre jusqu'à la coupe de la fig. 27; sa lumière se réduit et il finit par n'être plus qu'un étroit boyau cylindrique délimité par une assise de cellules prismatiques ou pyramidales. Deux coupes au delà de la fig. 27, son extrémité aveugle est adossée à l'épiblaste de l'extrémité postérieure de l'embryon.

L'étage dorsal (β) est de description aussi simple, bien que les éléments cellulaires qui entrent dans la constitution de ses parois soient assez hétérogènes. Ses parois latérales (et les portions adjacentes de la voûte et du plancher) sont le prolongement en sens caudal des gouttières mésoblastiques (*ms*, figs. 21, 22). Son plancher est formé, au moins dans la zône médiane sagittale, par la cloison horizontale *dl*, dont la valeur morphologique demeure provisoirement sub judice. A sa voûte s'étend, sur les figs. 22 à 24, l'ébauche notochordale (*ch*), dont il est d'ailleurs impossible de préciser les limites latérales par rapport aux éléments cellulaires mésoblastiques. L'examen de la voûte nous amène, sur la fig. 25, au niveau du canal neurentérique; à ce sujet, une remarque est nécessaire. Le système nerveux central de notre embryon est, comme développement, parfaitement normal dans presque toute son étendue et se présente, sur les coupes transversales, avec l'aspect que HATSCHEK figure (17 Pl. 9)

chez des embryons du même âge. Mais lorsqu'on approche de son extrémité postérieure, on constate un retard de plus en plus marqué dans le degré d'évolution de la lame neurale; c'est ainsi qu'au lieu de fournir sur nos figures des images comparables, par exemple, à la fig. 142 de HATSCHEK, elle ne s'y présente plus que comme une plaque à peine concave, telle qu'elle serait normalement, dans cette région, chez un embryon pourvu seulement de deux ou trois paires de protosomites (comparer, notamment, notre fig. 25, Pl. 9, avec la fig. 26, Pl. 3 de SAMASSA, 41). Cet anachronisme étant signalé, nous pouvons achever l'examen de la voûte de notre étage dorsal (β). L'amincissement de cette voûte et l'amincissement de la lame neurale sur la ligne médiane marquent, fig. 24, le bord antérieur du canal neurentérique. Celui-ci est ouvert sur la fig. 25 (*C. N.*); la fig. 26 coupe la paroi postéro-dorsale du canal; enfin, fig. 27, une petite cavité (β) représente à la fois l'extrémité tout à fait postérieure de l'étage dorsal de l'embryon et l'extrémité postérieure de la boutonnière neurentérique [1].

Chez l'embryon normal d'*Amphioxus* (HATSCHEK **17**, figs. 60, 61) la cavité embryonnaire «archentérique» se continue dorsalement, à son extrémité postérieure, dans le canal neurentérique. Si on en juge par les coupes pratiquées à ce niveau (**17**, fig. 143), les gouttières mésoblastiques ne consistent qu'en deux sillons latéraux, siégeant de part et d'autre de l'ébauche chordale à la voûte de cette

---

[1] Pour compléter la description des malformations que présente cet embryon, il reste à noter un détail dont la signification et l'importance (s'il en a une) m'échappent complètement. Au niveau du plan transversal passant par le bord antérieur libre de la cloison horizontale *dl*, l'ébauche chordale s'épaissit et forme un éperon saillant dans la cavité embryonnaire (sur la coupe précédant immédiatement celle de la fig. 21); cet éperon s'individualise, en même temps que les cellules de l'ébauche chordale reprennent leur disposition épithéliale régulière (fig. 21) et la travée cellulaire qui en résulte descend se fixer au bord antérieur libre de la cloison horizontale (*dl*) au milieu de sa largeur (fig. 22).

Cette bande cellulaire divise donc l'entrée de l'étage dorsal de l'embryon en deux orifices symétriques, droit et gauche (combiner les figs. 21 à 23). Je ne trouve rien de pareil chez les autres embryons qui présentent la même anomalie que l'embryon *D*. La genèse et la signification de cette union, sur la ligne médiane, du rebord de la «Darmlippe» avec l'ébauche chordale au voisinage de son extrémité caudale, me restent énigmatiques; avons-nous affaire ici à un processus dépendant de cette «oblitération du canal neurentérique à son extrémité intestinale» dont nous parlerons dans un instant? Je l'ignore, mais je crois nécessaire de signaler le fait, sans tenter de l'expliquer.

cavité: il en résulte que, topographiquement parlant, le canal «neurentérique» paraît mériter parfaitement son nom.

Ce n'est que tardivement, chez cet embryon normal (17, fig. 66), lorsque les bords droit et gauche de la gouttière entérique (les «Darmlippen») se sont rejointes et unies sous la chorde, que la subdivision de l'archenteron en étage ventral et en étage dorsal est réalisée. Mais il est à remarquer 1) que le canal neurentérique est oblitéré au moment où ce processus d'isolement du tube digestif s'étend jusqu'à son niveau, et 2) que les «Darmlippen» rejoignent la face ventrale de la chorde avant de s'unir l'une à l'autre, de sorte que chaque protosomite, droit et gauche, perd isolément sa communication avec l'enteron.

Chez notre embryon *D*, comme le montrera la suite de cette étude, il est évident que le repli transversal qui subdivise en deux étages l'extrémité postérieure de l'archenteron n'est que l'extrémité postérieure de la «Darmlippe» d'un embryon normal, anormalement développée ou anormalement précoce. Nous sommes ici en présence d'un mode d'édification de l'extrémité caudale du corps, dont la simple comparaison avec des embryons d'Amphibiens de stade avancé nous fournit une interprétation que l'ontogenèse confirmera complètement. (Voir la classique coupe sagittale de *Bombinator* de GOETTE, Pl. 2, fig. 38, ou les coupes de *Rana esculenta* dans v. ERLANGER (11).)

L'étage dorsal (β) est le bourgeon caudal de l'embryon; il en renferme tous les organes: système nerveux, chorde, orifice neurentérique, paire de bandes mésoblastiques, et l'on peut voir dans la zône médiane de son plancher fournie par la «Darmlippe», le problématique apport d'éléments hypoblastiques à l'édification de la queue qu'est l'«Entodermstrang des Schwanzes» (O. HERTWIG 19, pag. 457).

Chez notre *Amphioxus* anormal, la structure du bourgeon caudal, sa communication largement ouverte avec l'«archenteron» sont aussi typiques que chez les Amphibiens. Chez l'*Amphioxus* normal, au contraire, l'oblitération du canal neurentérique au niveau de son débouché «intestinal» obscurcit toute l'interprétation des faits; il faut, pour les comprendre, considérer que cette oblitération, qui se produit avant que l'ébauche caudale commence à s'accroître vers l'arrière (comparer 17, figs. 61 et 66), n'est que l'effet de la séparation, par la «Darmlippe», des étages ventral et dorsal de l'embryon; on reconnait alors que le «bras ventral du canal

neurentérique» (depuis son extrémité ventrale oblitérée jusqu'au sommet postérieur de sa courbure, c'est-à-dire jusqu'à l'orifice neurentérique proprement dit (**17**, fig. 66), n'est que la partie moyenne, médiane, de l'étage dorsal de l'embryon.

L'interprétation du cul-de-sac ventral (α) de notre embryon est tout aussi clairement dictée par la comparaison avec les Amphibiens: il représente l'intestin anal, destiné à se perforer ultérieurement à son extremité postérieure pour former l'anus.

La malformation qui frappe notre embryon a donc pour effet de restituer à son extrémité caudale une foule de traits, caractéristiques du développement des Amphibiens, qui sont complètement effacés dans le développement normal de l'*Amphioxus*. L'étude de nos embryons asyntaxiques va nous expliquer, en partie du moins, la genèse de ces dispositions si schématiquement monstrueuses. La définition que l'examen de l'embryon *D* nous fournit dès à présent de ses deux étages, dorsal et ventral, de leurs rapports topographiques par l'intermédiaire de la «Darmlippe», de leurs relations respectives avec le canal neurentérique et l'anus, et de leur valeur organologique définitive nous orientera utilement dans l'interprétation des faits qu'il nous reste à examiner.

Le degré de relèvement de la lèvre blastoporale postérieure est extrêmement variable d'un de mes embryons à l'autre. Comme il est complètement indépendant de l'âge, du nombre des protosomites, etc., les stades que, pour la commodité, nous distinguerons dans l'édification de la paroi postérieure du corps n'ont aucun rapport avec ce que l'on peut appeler les stades généraux de l'embryogenèse: le champ des anachronismes est, ici, pour ainsi dire illimité.

Le stade le plus primitif à ce point de vue est représenté, notamment, par l'embryon *Mb* (fig. 12 Pl. 8). La coupe étant oblique, elle n'intéresse pas le bord postéro-ventral de l'orifice d'invagination exactement au niveau du plan sagittal médian, mais un peu à sa gauche; la reconstitution de la série des coupes démontre cependant que notre image rend aussi parfaitement compte que le ferait une section médiane, de la hauteur de ce bord par rapport aux diamètres dorso-ventraux de l'objet. Je possède un autre embryon, *Mm*, pourvu, celui-ci, de cinq paires de protosomites, avec blastopore aussi largement ouvert que sur la fig. 12; cet embryon, débité en

coupes exactement sagittales, fournit le même résultat quant à la topographie de l'orifice et de son bord postérieur.

La coupe de la fig. 12 est instructive à un second point de vue. Etant données la forme de l'orifice blastoporal et son orientation actuelle vers l'extrémité caudale de l'embryon, toute section longitudinale, qu'elle soit sagittale, frontale ou oblique, du moment qu'elle passe, comme le fait la nôtre, par l'axe de l'embryon, sera sensiblement perpendiculaire au bord de l'orifice. La fig. 12 intéressant le rebord de l'orifice d'invagination un peu en dehors et, par conséquent, un peu en avant du point le plus reculé de sa courbure postérieure et coupant ce rebord perpendiculairement, nous permet de juger de sa constitution: la couche de hautes cellules prismatiques du feuillet interne de l'embryon se continue sans transition dans l'assise de cellules plus petites formant le feuillet externe; nous n'observons, aux environs du point de réflexion, aucun signe d'activité cellulaire, aucune mitose.

Ce premier stade pourra se définir sans peine, si nous nous reportons au développement normal de l'*Amphioxus*. Par la topographie du blastopore et de son contour postérieur, nos embryons *Mb* et *Mm* sont à ranger à côté de ceux qui ont fourni à CERFONTAINE ses figs. 13 à 16, Pl. 18: l'orifice d'invagination s'est étendu vers l'arrière aussi loin qu'il était destiné à le faire, mais le processus s'est arrêté là; aucun relèvement du bord postérieur de l'orifice vers la face dorsale n'a commencé à se produire et il n'y a pas lieu de parler encore de l'édification d'une paroi postérieure de l'embryon.

Quant à la structure de la lèvre postérieure, elle peut se résumer en employant les termes mêmes de CERFONTAINE: l'inflexion ectoblastique n'a pas encore atteint le niveau de la lèvre postéro-ventrale. Mais l'état tout à fait primitif de cette dernière, de cette «lèvre postérieure de gastrula» si l'on me passe l'expression, coexiste, chez nos embryons, avec un état avancé de différenciation organogénétique dans toute l'étendue du corps où la voûte archentérique est formée: deux paires de protosomites (US^1, US^2) et des gouttières mésoblastiques (*ms*) nettement marquées à droite et à gauche de l'ébauche chordale (*Ch*), chez l'embryon *Mb* (fig. 12); cinq paires de protosomites chez l'embryon *Mm*.

La zône de transition qui relie ces deux régions du corps, antérieure normale et postérieure anormale, fournit des renseignements intéressants.

Je la décris d'après les coupes (figs. 3 *A* et *B*) d'un embryon

Mp dont le blastopore est fermé jusqu'au niveau de la quatrième et dernière paire de protosomites, encore imparfaitement individualisée. Dans toute l'étendue où la voûte archentérique est déjà formée, les coupes offrent des images parfaitement normales (cf. HATSCHEK 17, figs. 86 à 91). Immédiatement en arrière du bord antérieur de l'orifice blastoporal, nous obtenons des figures semblables à notre fig. 17, Pl. 9 (sauf que le système nerveux est à peine ou point différencié). Puis, les versants de l'étage mésoblastique se déroulent et leur disposition rappelle celle des figs. 7 et 8 Pl. 9; mais en même temps qu'ils s'aplanissent, leur hauteur se réduit rapidement. Les «Darmlippen» latérales nous sont ici un point de repère précieux: ainsi que le plan de l'orifice prostomial qu'elles délimitent, elles conservent invariablement leur niveau horizontal, parallèle à l'axe longitudinal de l'embryon. Ventralement, la capacité et la profondeur de la cavité entérique diminuent progressivement; dorsalement, l'étendue verticale des versants mésoblastiques décroît rapidement et le plan de l'orifice blastoporal tend à rejoindre le plan de l'orifice prostomial. Nous arrivons ainsi, chez notre embryon *Mp*, aux dispositions représentées par la fig. 3 *A* ci-contre. La saillie des «Darmlippen» (*dl*) est toujours nettement reconnaissable; au dessus d'elles, les deux versants de l'étage dorsal ne consistent plus qu'en deux zônes cellulaires (*ms*) assez étroites (surtout à droite de la figure) interposées entre l'orifice blastoporal (*Bl*) et l'orifice prostomial (*Pr*). Nous trouvons ici le reste, ou, pour interpréter les faits dans leur sens véritable, la première ébauche des lèvres blastoporales latérales qui commencent à s'édifier au dessus du plan prostomial. On notera l'absence de mitoses dans les «Darmlippen» et dans l'hypoblaste, et leur présence, au contraire, tant

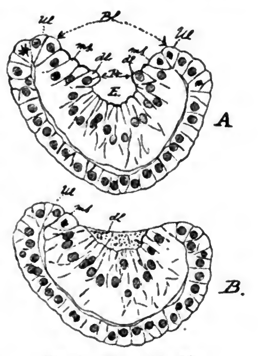


Fig. 3. Embryon *Mp*.

[1] Je comptais pouvoir illustrer les descriptions qui suivent à l'aide de reproductions par la méthode de BORN et pouvoir ménager en conséquence les figures lithographiées; les modèles de cire s'étant montrés impropres au service que j'en attendais, je suppléerai à l'insuffisance des planches par quelques images réelles et quelques schémas intercalés dans le texte.

dans le biseau mésoblastique interne (*ms*) des jeunes lèvres blastoporales que dans leur revêtement ectoblastique externe: l'«inflexion des cellules ectoblastiques» de Cerfontaine est à l'œuvre.

Un peu plus en arrière (fig. 3 *B*), la cavité entérique achève de se combler et son plancher rejoint très rapidement, dans l'épaisseur même de la coupe, le niveau de l'orifice prostomial.

La coupe rase tangentiellement le rebord postérieur de l'orifice d'invagination primitif, la lèvre gastruléenne non encore modifiée. De même, à droite de la figure, le plan de l'orifice prostomial coïncide encore avec le bord dorsal de la coupe et rien ne permet de soupçonner une différenciation commençante du mésoblaste à la limite entre l'hypoblaste et le feuillet embryonnaire externe.

A gauche de la figure, on peut reconnaître une ébauche de mésoblaste et de lèvre blastoporale, dans la présence de deux cellules dont une en mitose: le divorce de l'orifice blastoporal et de l'orifice prostomial y est déjà un fait accompli — ou, plus exactement, l'orifice blastoporal est ici en train de se former, comme une conséquence de l'édification de l'étage embryonnaire dorsal.

Le schéma *A* (fig. 6, pag. 512) résume les dispositions réalisées à l'extrémité caudale de cet embryon *Mp* et des deux embryons *Mb* et *Mm* dont il a été question plus haut. J'y superpose à une coupe sagittale de cette extrémité caudale un contour (de dimensions tout à fait arbitraires) de l'orifice prostomial (*Pr*) et de l'orifice blastoporal (*Bl*): l'extrémité postérieure des versants mésoblastiques tendus entre ces deux orifices est marquée par de larges hâchures.

Nous interpréterons ces dispositions en disant: au niveau de l'extrémité tout à fait postérieure de l'orifice d'invagination, l'étage dorsal de l'embryon n'a pas encore commencé à s'ébaucher; il n'y existe, par conséquent, pas encore de lèvres blastoporales, celles-ci ne s'édifiant qu'à mesure et par suite du soulèvement des versants mésoblastiques au dessus du plan de l'orifice prostomial; enfin, l'orifice blastoporal n'a pas encore commencé à se distinguer de l'orifice prostomial ou plutôt, pour être plus exact, il n'existe pas encore; l'extrémité tout à fait postérieure de l'orifice d'invagination de nos embryons représente encore l'orifice prostomial primitif.

La toute première apparition de l'étage dorsal, mésoblastique, au niveau du rebord prostomial postérieur est difficile à saisir. Les coupes transversales et frontales atteignent ce bord tangentiellement; elles ne fournissent que des images rappelant la fig. 3 *B* et il n'est

pas possible, sur des coupes épaisses, comme les miennes, de 3 μ, de se faire une idée précise de l'étendue antéro-postérieure du biseau oblique qui limite en arrière la gouttière hypoblastique, ni des premières modifications qu'il subit. Quant aux coupes sagittales, elles ne peuvent nous renseigner sur le point essentiel, sur les relations que contractent l'un avec l'autre les versants mésoblastiques droit et gauche lorsqu'ils atteignent en arrière le plan médian.

Les premiers stades où les faits deviennent observables avec une netteté satisfaisante me sont fournis par deux embryons, *Ml* et *Mo*. Je décrirai d'abord la disposition générale de leur extrémité postérieure, telle qu'elle résulte de la reconstitution de l'objet, pour examiner ensuite quelques coupes qui permettent d'interpréter les faits et leur genèse.

Au stade étudié précédemment, la concavité de l'enteron expirait doucement au niveau du bord prostomial postérieur; celui-ci, convexe d'avant en arrière et légèrement concave dans le sens transversal (fig. 3 *B*), établissait la transition entre l'hypoblaste intestinal et le feuillet cellulaire externe, ectoblastique, délimitant l'extrémité postérieure de l'embryon (Schéma *A*, fig. 6, pag. 512).

Au stade actuel, la circonférence postérieure de l'orifice prostomial est encadrée par un demi-anneau cellulaire plat, formant autour de cet orifice un demi-entonnoir extrêmement évasé. Toutes proportions gardées, c'est, en somme, déjà ce que nous présentait l'extrémité postérieure de l'étage dorsal de l'embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8). Comme chez ce premier embryon, les versants mésoblastiques droit et gauche, redressés et verticaux à un niveau plus rostral, s'inclinent fortement en dehors avant de se rejoindre en arrière de l'orifice prostomial sur la ligne médiane. Mais ici, cette inclinaison étant beaucoup plus accusée — ou plus exactement, le redressement ne s'étant pas encore effectué — et les versants mésoblastiques ne présentant encore qu'un très-faible développement à leur extrémité postérieure, le demi-entonnoir mésoblastique de l'embryon *Ma* n'est encore représenté que par une zône en fer à cheval, assez large latéralement, étroite au niveau de sa courbe postérieure, et de moins en moins inclinée vers l'orifice qu'elle entoure.

Le bord externe de cette zône déprimée, le rebord blastoporal proprement dit, n'est nettement marqué qu'aussi loin vers l'arrière où il peut mériter le nom de lèvres latérales; la portion postérieure

de son trajet s'efface et la limite entre le plan oblique mésoblastique et l'ectoblaste ambiant est à peine indiquée.

Le bord de l'orifice prostomial dans cette région doit être examiné sur les coupes; disons simplement, pour compléter la description générale des embryons, que la «Darmlippe» postérieure constitue à présent soit une muraille à pic contre laquelle la cavité de l'enteron vient se terminer brusquement (embryon *Ml*), soit une crête transversale sous laquelle l'enteron forme un court et étroit cul-de-sac (embryon *Mo*). Mais ces dispositions doivent être étudiées de plus près. Les figures 4 *A*, *B*, *C* sont empruntées à mon embryon *Ml* (4 paires de protosomites; orifice blastoporal ouvert à partir de la 40ᵉ coupe transversale de l'embryon, qui en a fourni 55).

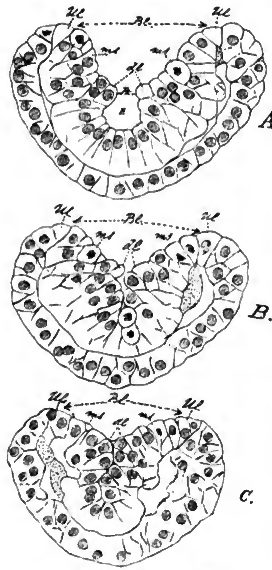


Fig. 4. Embryon *Ml*.

La coupe de la fig. 4 *A* (46ᵉ coupe de l'embryon) passe immédiatement en avant du bord prostomial postérieur et du point où les «Darmlippen» latérales (*dl*) vont se rejoindre dans le plan médian. Il est inutile de la décrire; que l'on veuille bien la comparer à la fig. 3 *A* dans le texte (stade plus jeune, à versants mésoblastiques moins développés) et à la fig. 9 Pl. 9 (stade plus avancé sur lequel nous reviendrons tantôt).

La coupe de la fig. 4 *B* (48ᵉ coupe) passe par ce que l'examen in toto de l'embryon sur un modèle de cire nous présenterait comme la «Darmlippe» postérieure. Mais nous constatons immédiatement que ce rebord transversal qui limite en arrière la cavité entérique n'est qu'une fausse apparence: les deux «Darmlippen» latérales de la figure A (*dl*) se sont, à ce niveau, simplement rapprochées du plan médian sagittal, de façon à venir presque au contact l'une de l'autre; une étroite fissure médiane les sépare encore, et cette fissure s'enfonce jusqu'à une profondeur répondant au niveau qu'occupait

sur la figure précédente le plancher de l'enteron (marqué sur la coupe par une cellule à corps protoplasmique arrondi et à noyau en mitose). A droite et à gauche du débouché extérieur de cette fente prostomiale, s'étalent les deux versants mésoblastiques (*ms*); ils montent obliquement jusqu'aux bords latéraux de l'orifice blastoporal (*Bl*) et s'y continuent dans l'ectoblaste.

Sur la figure suivante (fig. 4 *C*, 50e coupe) la fissure médiane est fermée; les deux lèvres prostomiales se sont soudées, mais un système de limites intercellulaires très-nettes et la disposition des noyaux indiquent encore le trajet de cette «Naht» prostomiale. A droite et à gauche, les versants mésoblastiques sont près de disparaître. Le diamètre de la coupe diminuant rapidement, en raison de la proximité de l'extrémité postérieure de l'embryon, l'ectoblaste est coupé obliquement, ses noyaux perdent leur distribution régulière et ses limites cellulaires deviennent tout à fait indécises. La masse cellulaire centrale n'en apparaît que mieux isolée: le reste des deux bandes mésoblastiques, la «Naht» médiane et l'extrémité postérieure de l'hypoblaste y présentent dès à présent des relations topographiques que nous retrouverons, à peine modifiées, à des stades plus avancés (embryon *Ma*, fig. 10, Pl. 8).

Un pas encore vers l'extrémité postérieure de notre embryon (52e et 53e coupes, non figurées), l'hiatus blastoporal est clos, la dépression de l'étage dorsal est comblée, et l'ectoblaste se continue sans interruption sur toute la circonférence de la coupe. La masse cellulaire centrale de la fig. 4 *C* se réduit à un gâteau de cellules tangentiellement coupé, représentant l'extrême rebord postérieur des bandes mésoblastiques et de la gouttière intestinale: c'est, encore une fois, ce que nous retrouverons chez l'embryon *Ma* (fig. 11, Pl. 9). La partie inoccupée de l'espace circonscrit par l'ectoblaste n'est que le dernier reste de la cavité de segmentation qui, comme on le sait, persiste au niveau de la lèvre blastoporale postérieure plus longtemps qu'ailleurs.

L'examen des coupes transversales de l'embryon *Mo* conduit aux mêmes conclusions quant au mode de formation de la lèvre prostomiale postérieure. Comme chez l'embryon précédent, elle naît du rapprochement en sens transversal et de la soudure sur la ligne médiane des «Darmlippen» latérales, à leur extrémité postérieure. Mais le processus est, ici (fig. 5), un peu plus avancé, en ce sens que la lèvre prostomiale postérieure s'est déjà un peu plus étendue vers l'avant, aux dépens de l'orifice prostomial: les «Darmlippen» latérales,

s'unissant l'une à l'autre au dessus de l'extrémité postérieure de la cavité entérique, lui forment une voûte et nous voyons apparaître, chez notre embryon *Mo*, un rudiment de cul-de-sac entérique postérieur (α).

Je ne figure qu'une coupe de cet embryon; il est facile de l'interpréter, en la supposant intercalée entre les figs. 4 *A* et 4 *B* de l'embryon *Ml*, ou mieux encore, puisque le processus se propage d'arrière en avant, en la substituant à la coupe de la fig. 4 *A*. Il est difficile de décider sur la coupe de la fig. 5, si la fissure prostomiale qui s'enfonce entre les deux «Darmlippen» (*dl*) est encore une fente perméable. Sur la coupe suivante (non figurée) la fente est nettement devenue suture, suture prostomiale; les dispositions y correspondent parfaitement à celles de la fig. 4 *C*, sauf que les cellules hypoblastiques délimitent une étroite cavité, l'extrémité postérieure du cul-de-sac (α).

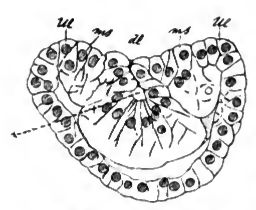


Fig. 5. Embryon *Mo*.

Plus en arrière, la suture s'efface et la lumière du cul-de-sac disparaît. La comparaison des divers embryons démontre que nous sommes, ici, en présence d'un processus s'accomplissant d'arrière en avant. Dans la région de nouvelle formation que laisse derrière elle la progression vers l'avant de la suture prostomiale et de la lèvre prostomiale postérieure, de nouvelles portions des versants mésoblastiques latéraux sont successivement amenées à s'affronter et à s'unir bord à bord dans le plan médian. La soudure progressive des «Darmlippen» latérales a donc pour effet d'accroître, à leur face dorsale, l'étendue antéro-postérieure de la portion du fer à cheval mésoblastique décrit plus haut, qui contourne en arrière l'orifice prostomial; parallèlement, cette même soudure des «Darmlippen» a pour effet d'accroître d'autant, à leur face ventrale, l'étendue antéro-postérieure du cul-de-sac entérique postérieur.

Mais à ce moment intervient un phénomène nouveau, qui, s'il complique un peu l'observation des stades ultérieurs, fournit la clef de leur interprétation. En même temps que la lèvre prostomiale postérieure se forme et s'étend vers l'avant comme nous venons de le dire, ses deux feuillets, dorsal et ventral, mésoblastique et hypoblastique, se séparent; le processus est exactement le même que

celui par lequel les lames neurale et chordale se séparent, après que leurs demi-ébauches latérales se sont unies au niveau de la suture blastoporale dorsale.

Ces deux phénomènes, formation de la suture prostomiale et dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure, ne peuvent, naturellement, s'observer simultanément chez le même embryon. Leur collaboration dans l'édification des deux étages, dorsal et ventral de l'extrémité postérieure du corps — je fais provisoirement abstraction de l'accroissement de l'embryon au niveau de cette même extrémité postérieure — ne peut que se déduire de la comparaison d'une série de cas.

Chez certains embryons, la séparation des deux feuillets, hypoblaste et mésoblaste, de la lèvre prostomiale postérieure n'est pas encore ébauchée, à un moment où cette lèvre s'est déjà suffisamment étendue vers l'avant pour que le cul-de-sac entérique et l'entonnoir mésoblastique présentent des dimensions notables. C'est le cas, par exemple, de mon embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8, figs. et 9 à 11, Pl. 9). Chez lui, la suture prostomiale a complètement disparu; hypoblaste et mésoblaste se confondent, au niveau du plan de soudure des anciennes «Darmlippen» latérales, en un épais septum cellulaire médian (fig. 10, Pl. 9) dans lequel ne se montre aucune trace d'une répartition des éléments histologiques en deux étages.

L'extrême opposé nous est offert par des embryons, jeunes et par ailleurs peu anormaux, chez lesquels la subdivision de la cavité embryonnaire à son extrémité caudale s'accompagne d'un dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure assez précoce et assez rapide pour que la genèse de cette lèvre aux dépens de deux ébauches latérales ne soit plus reconnaissable. Tel est le cas, par exemple, de mon embryon *Mc* (figs. 18 à 20, Pl. 9: embryon pourvu de 2 paires de protosomites).

La coupe de la fig. 18 correspond à celles de la fig. 4*A* dans le texte (embryon *Ml*) et de la fig. 9, Pl. 9 (embryon *Ma*) et traverse l'orifice prostomial immédiatement en avant de son extrémité postérieure.

La coupe de la fig. 19 intéresse le bord antérieur de la lèvre prostomiale postérieure (*dl*); ce bord ne consiste qu'en une simple rangée de cellules, interposée entre le cul-de-sac ventral (α) et l'étage dorsal de l'embryon; aussi est-il impossible de reconnaître dans ce bord les processus dont il est le résultat et que nous montraient si clairement les figures dans le texte 4*B* (embryon *Ml*) et 5 (embryon *Mo*). Nous nous trouvons à son sujet dans les mêmes conditions

d'analyse défavorables que réalise la formation de la voûte archentérique chez les embryons d'*Amphioxus* à développement normal: le phénomène s'accomplissant, pour ainsi dire, cellule par cellule, la «Nahtbildung» est effacée et nous n'avons plus sous les yeux que l'extension progressive d'un repli cellulaire transversal, en apparence homogène.

Au niveau même de ce bord antérieur (fig. 19), les cellules appartenant à l'étage mésoblastique et au cul-de-sac hypoblastique s'orientent déjà pour préparer le dédoublement de la lèvre prostomiale postérieure en ses deux feuillets. Immédiatement en arrière (fig. 20), ce dédoublement est un fait accompli.

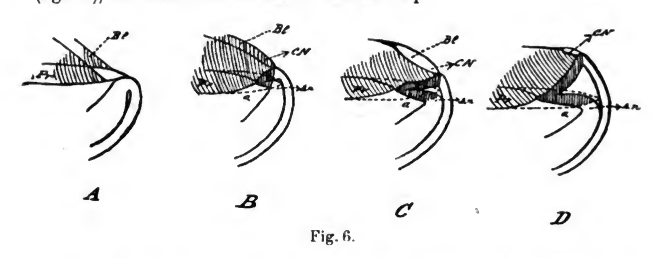


Fig. 6.

Les dispositions que cet embryon *Mc* présente à son extrémité postérieure sont résumées dans le schéma *C*, fig. 6 ci-dessus. Si l'on n'y considère que l'étendue sagittale de la lèvre prostomiale postérieure, du cul-de-sac entérique et de l'entonnoir mésoblastique caudal, ce schéma pourrait aussi bien s'appliquer à l'embryon *Ma*.

Mais le dédoublement de la lèvre postérieure et la séparation de ses deux feuillets sont des acquisitions nouvelles de l'embryon *Mc*. Il ne reste plus qu'un pas à faire, pour le conduire aux dispositions, pour ainsi dire définitives, décrites au commencement de ce chapître chez l'embryon *D* (schéma *D*). Le mécanisme de ce dernier acte de l'édification de la paroi postérieure du corps est extrêmement simple et ne réclame l'intervention d'aucun processus nouveau: il n'est que la suite naturelle et la propagation à l'extrémité caudale de l'embryon, de processus qui nous sont déjà connus.

On remarquera, chez l'embryon *Mc* (figs. 18 à 20, Pl. 9) le redressement transversal, très marqué, des versants mésoblastiques à leur extrémité postérieure, au niveau de la lèvre prostomiale et de l'entonnoir caudal, et l'on comparera leur direction, verticale ou presque

verticale, avec l'obliquité que présentent ces versants dans la même région chez l'embryon *Ma* (Phot. 2, Pl. 8 et fig. 9, Pl. 9).

Or, l'embryon *Ma* présente, comme nous l'avons vu, un cas extrême d'asyntaxie blastoporale; la notogenèse s'est, chez lui, arrêtée à l'édification des versants mésoblastiques latéraux; à l'extrémité caudale, où ce développement du mésoblaste se fait en dernier lieu et présente, par suite des phénomènes que nous étudions, des complications majeures, le redressement des versants mésoblastiques est encore très-peu accusé: d'où la forme très-évasée et la faible concavité de la zône mésoblastique caudale.

Chez l'embryon *Mc*, au contraire, l'asyntaxie blastoporale est peu prononcée; la concrescence des lèvres blastoporales s'est effectuée jusqu'à une très courte distance en avant de la coupe et de la fig. 18 et l'incurvation de ces lèvres vers le plan médian, prélude de leur soudure, est déjà visible sur la fig. 18; aussi, le redressement en sens transversal des versants mésoblastiques s'étend-il jusqu'à leur extrémité la plus reculée, c'est-à-dire jusqu'à la lèvre postérieure du blastopore. La reconstitution de la série des coupes montre que ce rebord postérieur occupe déjà un niveau notablement plus élevé, plus dorsal, que les «Darmlippen» latérales (fig. 18, *dl*) et que le bord libre de la lèvre prostomiale postérieure (fig. 19).

Le relèvement de la lèvre blastoporale postérieure peut être considéré comme à peu près terminé chez l'embryon *Mc*. Les déplacements topographiques qu'implique ce relèvement dans le plan sagittal sont en somme peu considérables: on peut s'en convaincre par l'examen d'un embryon comme notre embryon *Mb* (fig. 12, Pl. 9). Chez cet embryon *Mb*, il n'y a encore, comme nous l'avons dit, aucune ébauche de lèvre prostomiale postérieure: il nous offre un cas d'asyntaxie prostomiale totale. Mais d'autre part, la concrescence dorsale s'est, chez lui, effectuée dans toute la longueur des versants mésoblastiques à mesure de leur formation. La voûte embryonnaire qui en résulte atteint, à peu de chose près, chez l'embryon *Mb*, l'étendue antéro-postérieure qu'elle présenterait chez un embryon normal pourvu de deux paires de protosomites, chez lequel elle limiterait par son bord postérieur l'orifice neurentérique. Si l'on veut bien supposer, chez l'embryon *Mb*, la formation d'une lèvre prostomiale postérieure, dominant de toute son épaisseur le bord postéro-ventral de l'orifice, avec les dimensions relatives qu'elle présente chez les embryons *Ma* ou *Mc*, Pl. 9 et schéma *C*, fig. 6, on se rendra compte immédiatement qu'il suffit d'un faible relèvement du

feuillet dorsal de cette lèvre, pour réduire à son diamètre définitif le reste de l'orifice blastoporal devenu orifice neurentérique.

La comparaison des diverses anomalies présentées par nos embryons (asyntaxie blastoporale totale, embryon *Ma*; asyntaxie prostomiale totale, embryon *Mb*), de leurs divers degrés et de leurs combinaisons, m'amène à comprendre comme suit le relèvement final de la lèvre blastoporale postérieure.

Lorsque la concrescence s'est étendue d'avant en arrière sur la ligne médio-dorsale, de façon à ne plus ménager que l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal, la voûte embryonnaire en arrive à délimiter par son bord postérieur le pourtour antérieur du futur orifice neurentérique. A ce moment, le redressement en sens transversal des versants mésoblastiques qui accompagne la concrescence se propage jusqu'à l'extrémité de ces versants, c'est-à-dire jusqu'aux parois de l'entonnoir mésoblastique caudal. De là, réduction du diamètre transversal de l'orifice blastoporal; et de là, enfin, redressement dans le plan médian de la ligne antéro-postérieure suivant laquelle les versants mésoblastiques sont unis par suture prostomiale.

Le relèvement de la lèvre blastoporale postérieure ne s'effectue donc qu'en apparence de bas en haut et d'arrière en avant: en réalité, il est le résultat d'un double redressement de dehors en dedans.

Résumé et conclusions.

1. La différenciation du mésoblaste et l'édification des versants mésoblastiques — qui s'effectuent progressivement d'avant en arrière — ont pour effet de superposer à l'étage ventral, hypoblastique, de l'embryon et à son orifice (orifice prostomial) un étage dorsal s'ouvrant à l'extérieur par un orifice nouveau, **l'orifice blastoporal**.

2. Ce n'est qu'au moment où la différenciation des bandes mésoblastiques droite et gauche a atteint l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial et où leurs extrémités se rejoignent en arrière dans le plan médian, que le blastopore est achevé et que le divorce entre l'orifice blastoporal et l'orifice prostomial est accompli.

Il est à remarquer que, au cours de l'ontogenèse normale de l'*Amphioxus*, le blastopore ne se présente jamais à nous dans son état d'extension complète, ni ses lèvres avec leur constitution définitive: en effet, l'orifice blastoporal n'existe pas encore à l'extrémité caudale, alors qu'il est déjà clos à son extrémité rostrale; d'autre

part, l'inflexion des petites cellules ectoblastiques, si bien décrite par CERFONTAINE, continue à se produire le long des bords latéraux de l'orifice jusqu'à ce que ceux-ci soient englobés dans la «voûte archentérique».

Et il est à remarquer aussi qu'à aucun moment du développement, nous n'avons sous les yeux une forme embryonnaire dont l'«orifice d'invagination» réponde à l'orifice prostomial: l'enfoncement de la plaque de cellules hypoblastiques sous le niveau de la paroi blastuléenne s'accompagne dès son début, du moins dans sa partie antérieure, des proliférations et des migrations cellulaires par lesquelles s'ébauchent l'étage dorsal et les lèvres blastoporales. En outre, ce n'est que progressivement, en même temps qu'elle descend au plancher d'une cavité embryonnaire avec laquelle elle n'a rien à voir, que cette plaque hypoblastique s'incurve pour délimiter une cavité propre (enteron) pourvue d'un bord et d'un orifice propres.

Une définition précise de ces deux formations, blastopore et prostome, orifice blastoporal et orifice prostomial est importante; mais elle ne peut résulter que de l'examen de cas d'asyntaxie totale, soit blastoporale (embryon *Ma*) soit prostomiale (embryons *Mb*, *Mm*, *Mp*), où ces organes embryonnaires se présentent à leur état complet.

L'orifice prostomial est délimité par les lèvres prostomiales latérales («Darmlippen») au niveau desquelles l'hypoblaste de l'étage ventral de l'embryon se continue dans le mésoblaste de l'étage dorsal. L'orifice blastoporal est délimité par le bord libre des lèvres blastoporales latérales, au niveau desquelles le mésoblaste se réfléchit dans l'ectoblaste (comprenant les demi-ébauches chordales). Les deux orifices s'étendent, en sens transversal, à toute la largeur de leur étage respectif, auquel ils tiennent lieu de voûte. Leur extrémité antérieure répond à l'encoche d'invagination primitive ou à son niveau[1]; leur extrémité postérieure sera définie ultérieurement par les phénomènes d'organogenèse dont elle est le siége: disons dès à présent que l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal devient le canal

[1] J'ai indiqué plus haut les réserves à faire quant à la nature morphologique de la lèvre «blastoporale» antérieure. Nous devons donc laisser en suspens la question de l'extrémité rostrale des deux orifices, prostomial et blastoporal. Si l'encoche d'invagination primitive est morphologiquement prostomiale et la lèvre antérieure qui en résulte prostomiale, le blastopore proprement dit ne consisterait qu'en deux lèvres latérales.

neurentérique et que l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial devient l'anus.

3. Le fait que les extrémités droites et gauches des bandes mésoblastiques et des lèvres blastoporales latérales se rejoignent sur la ligne médiane, dès leur apparition, en formant demi-cercle derrière l'orifice prostomial, résulte de la fermeture de ce dernier à leur niveau.

L'orifice prostomial se ferme à son extrémité postérieure, d'arrière en avant, par rapprochement puis par soudure des lèvres prostomiales latérales. De ce processus naît un rebord transversal que j'ai appelé «lèvre prostomiale postérieure»; sa formation et son extension progressive vers l'avant permettent d'observer tous les détails caractéristiques de l'union par suture de deux lèvres cellulaires, tels que nous les avons vus se succéder sur la ligne médio-dorsale lors de la concrescence des lèvres blastoporales: fissure prostomiale et, dans les cas favorables, «Naht» prostomiale, puis régularisation de la cloison néoformée et son dédoublement en deux feuillets. A ce dernier point de vue, cette lèvre postérieure est, naturellement, constituée comme les lèvres prostomiales latérales: son feuillet dorsal est mésoblastique, le ventral hypoblastique et ils se réfléchissent l'un dans l'autre au niveau de son bord antérieur libre.

En raison de leur genèse, ces deux feuillets sont virtuellement coupés en deux moitiés symétriques par la suture prostomiale, depuis leur extrémité postérieure première formée, jusqu'au bord antérieur de la lèvre en voie d'extension.

4. La lèvre prostomiale postérieure, sitôt ébauchée, détermine avec les lèvres latérales un niveau morphologiquement fixe et constant chez tous nos embryons, depuis ceux qui répondent au schéma *B*, fig. 6 dans le texte (pag. 512) jusqu'à l'embryon *D* et au schéma *D*. Ce plan prostomial sépare à leur extrémité postérieure les deux étages embryonnaires dorsal et ventral; dès qu'il est constitué, ces deux étages deviennent complètement indépendants l'un de l'autre et leur destinée ultérieure peut être étudiée séparément.

5. Le feuillet ventral, hypoblastique de notre cloison prostomiale surplombe l'extrémité postérieure de l'étage entérique de l'embryon et lui fournit une voûte, la transformant en un cul-de-sac, le cul-de-sac entérique postérieur de nos descriptions. La longueur de ce cul-de-sac s'accroît en raison de l'accroissement vers l'avant de sa voûte; les schémas de la fig. 6 résument son développement depuis sa première ébauche chez mes embryons *Mo*, *Ml*, jusqu'au canal dans lequel nous avons reconnu, chez l'embryon *D*,

l'intestin anal des Amphibiens. Ils rendent compte, en outre, du fait que l'extrémité postérieure, le fond du cul-de-sac répond invariablement au point où la lèvre prostomiale postérieure s'est formée et où l'orifice prostomial s'est clos en premier lieu, de sorte que le fond de l'intestin anal de l'embryon *D* et le point où se perforera ultérieurement l'anus représentent l'extrémité postérieure de la suture prostomiale et l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial.

Si l'anus de l'*Amphioxus* ne s'ouvre qu'à une période tardive de l'ontogenèse[1], il n'est pas plus, pour cela, une «néoformation» qu'il n'en est une chez les Amphibiens où (chez la grenouille par exemple) les observateurs nous montrent la partie anale de l'«Urmund» commençant par se fermer et l'anus définitif ne réapparaissant que secondairement par perforation de la membrane anale. On admet cependant, très-légitimement, que «le développement de l'anus est, chez tous les Vertébrés, lié à la différenciation du blastopore» et que «l'anus représente le dernier reste du blastopore[2]»; abstraction faite de la nature «blastoporale» de l'anus des Vertébrés, question d'interprétation sur laquelle je reviendrai plus loin, je crois aussi légitime de conclure à la nature prostomiale (mais non blastoporale!) de l'anus de l'*Amphioxus*.

6. L'étage embryonnaire ventral ne joue aucun rôle dans le «relèvement de la lèvre postéro-ventrale de l'embryon» connu depuis les travaux de Lwoff; ce relèvement et la «formation de la paroi postérieure de l'embryon» qui en résulte sont exclusivement le fait de l'étage dorsal. Ils conduisent à l'édification de la queue et du canal neurentérique, grâce à la collaboration de deux ordres de processus, les premiers prostomiaux, les derniers blastoporaux, que je crois nécessaire de distinguer nettement.

7. L'apparition de la lèvre prostomiale postérieure a pour effet la réunion des bandes mésoblastiques droite et gauche à leur extrémité postérieure. A mesure que la soudure des lèvres latérales progresse vers l'avant, de nouvelles portions des versants mésoblastiques viennent s'unir bord à bord sur la ligne médiane: ainsi

---

[1] Et à gauche de la ligne médiane, ce qui importe peu.

[2] Maurer 33. De la généralité du fait chez les Vertébrés, l'auteur déduit qu'il en doit être de même chez l'*Amphioxus*: «Aus dem hintersten Theil des Blastoporus geht der After hervor, unmittelbar davor bildet sich die Schwanzknospe» (pag. 210). Goette avait déjà, de même, étendu à l'*Amphioxus* ses conclusions tirées de l'étude de *Petromyzon* et des Amphibiens (**14**, pag. 48).

s'accroît l'étendue antéro-postérieure de la zône mésoblastique siégeant derrière l'orifice prostomial. Cet accroissement se traduit par une distance de plus en plus grande entre le bord postérieur de l'orifice prostomial et le bord postérieur de l'orifice blastoporal. Il n'est pas du à ce que ce dernier recule vers le pôle postérieur de l'embryon en envahissant l'ectoblaste, mais à ce que le bord prostomial avance en empiétant sur l'orifice prostomial. Il faut toutefois noter, pour se rendre exactement compte des faits, qu'à l'extension vers l'avant de la lèvre prostomiale postérieure se combine un mouvement général vers l'arrière résultant de l'accroissement en longueur de l'embryon. Dans quelle mesure ces deux mouvements se compensent-ils quant à la position topographique du bord de l'orifice prostomial et s'additionnent-ils pour agrandir l'entonnoir mésoblastique caudal, je ne puis le dire. Cet accroissement de l'embryon, très-précoce, doit vraisemblablement influer sur les processus que nous étudions ici et sur ceux qu'il nous reste à examiner, mais il ne peut en altérer le sens ni en contrarier l'interprétation.

8. Ces phénomènes ne font que *a*) réunir derrière l'orifice prostomial le matériel mésoblastique destiné à l'édification de la queue et *b*) l'isoler vis-à-vis de l'hypoblaste par suite du dédoublement de la lèvre prostomiale en ses deux feuillets. Ils se déroulent exclusivement dans le domaine prostomial et toute participation du blastopore en est exclue ab initio.

Mais l'agencement définitif de ce matériel dépend, au contraire, des modifications que subit le blastopore par le fait de la notogenèse, ou, plus exactement, par le fait de ce que j'appellerai plus tard la seconde phase de la notogenèse chez mes embryons, c'est-à-dire de la concrescence des lèvres blastoporales dorsales.

J'ai résumé déjà, pag. 514, les conclusions auxquelles la comparaison de différentes formes et de différents degrés d'asyntaxie me conduisent à ce sujet. Nous pouvons schématiquement nous représenter les faits tels qu'ils se déroulent dans le plan sagittal médian, en disant que le feuillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se redresse en bloc en tournant comme un volet sur le bord antérieur de cette lèvre et se rapproche de la verticale pour former la paroi caudale du corps de l'embryon; son bord postérieur — bord postérieur de l'orifice blastoporal — devient le bord postérieur de l'orifice neurentérique.

9. Je ne vois intervenir, dans ce processus final, aucune soudure des lèvres blastoporales latérales et aucune occlusion, si limitée

soit-elle, de l'orifice blastoporal à son extrémité postérieure. Il n'existe pas, en arrière de l'orifice neurentérique, de suture blastoporale, comparable à celle qui naît par concrescence en avant de cet orifice.

Cela ne veut pas dire, toutefois, que l'ébauche mésoblastique caudale soit d'origine impaire et médiane! Nous l'avons vue naître aux dépens de l'extrémité postérieure des bandes mésoblastiques droite et gauche et nous savons qu'une «Naht», réelle d'abord, virtuelle ensuite, coupe le mésoblaste caudal en deux moitiés symétriques. depuis l'orifice neurentérique jusqu'au bord libre de la lèvre prostomiale postérieure, où elle se continue dans la «Naht» coupant la voûte du cul-de-sac anal sur la ligne médiane jusqu'au niveau du futur anus.

Une ligne suturale continue, mésoblastique dans sa portion dorsale, hypoblastique dans sa portion ventrale, s'étend, chez mes embryons, depuis le canal neurentérique jusqu'à l'anus.

Mais cette ligne suturale ano-neurentérique est prostomiale et non blastoporale.

Cette thèse peut, à première vue, paraître assez aventureuse, si l'on songe que les auteurs sont d'accord pour considérer comme blastoporale[1], chez les Amphibiens et le *Petromyzon*, la suture, constatable au cours de l'ontogenèse normale et démontrée par les cas tératologiques, grâce à laquelle les demi-ébauches caudales s'unissent sur la ligne médiane et séparent l'anus du canal neurentérique.

Les données objectives que m'a fournies l'examen de mes embryons d'*Amphioxus* s'accordent parfaitement avec les faits établis par GOETTE, v. ERLANGER, O. HERTWIG, etc. Il s'agit seulement ici d'interpréter ces faits dans leur sens morphologique, et la distinction que je tente d'établir me paraît importante pour la définition exacte des processus qui conduisent la gastrulation de l'*Amphioxus* à une embryogenèse de Chordé. Aussi est-il besoin de la justifier.

[1] GOETTE dit «prostomiale»; il est à peine nécessaire de mettre en garde contre la confusion qui pourrait résulter de ce que j'ai adopté les termes de prostome, orifice prostomial, suture prostomiale pour désigner les formations présumées communes à l'*Amphioxus* et à la «Helminthula» afin de les opposer aux formations présumées propres aux Chordés et liées au mode d'édification du mésoblaste: blastopore, orifice blastoporal, suture blastoporale.

Le procédé anormal par lequel s'effectue, chez mes embryons, l'occlusion de l'orifice prostomial à son extrémité postérieure (soudure des lèvres prostomiales latérales) nous indique la signification du processus: cette occlusion n'est qu'un avant-coureur précoce de la fermeture qui s'accomplira plus tard dans toute la longueur de l'embryon, lorsque les «Darmlippen» latérales s'uniront sous la chorde[1] pour isoler définitivement le tube intestinal. La lèvre prostomiale postérieure et la «Naht» médiane résultant du mode de formation de cette lèvre sont morphologiquement, malgré leur caractère actuel de malformations, une portion de la cloison et de la «Naht» prostomiales qui s'étendront plus tard de l'extrémité rostrale de l'embryon à son extrémité postérieure.

Lorsque la lèvre prostomiale postérieure se dédouble en ses deux feuillets, mésoblastique et hypoblastique, sa «Naht» médiane se dédouble: et la double ligne suturale qui résulte de ce processus sera prostomiale au même titre que la «Naht» médiane, comme les «Darmlippen» latérales dont la soudure lui a donné naissance et comme l'orifice dont elle trahit la fermeture.

10. Nous voyons donc, chez nos embryons, lorsque le feuillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se redresse, une lame cellulaire née par suture prostomiale prendre la place de l'extrémité postérieure de l'orifice blastoporal et refouler ce qui reste de cet orifice à la face dorsale de l'embryon.

Le facteur essentiel de ce redressement est, chez mes embryons l'achèvement de la notogenèse. Ceci nous indique la première raison d'être tératologique de leur lèvre prostomiale postérieure: la formation de cette lèvre résulte du fait qu'une pause anormale sépare la différenciation du matériel mésoblastique caudal de sa mise en œuvre organogénétique; la lèvre prostomiale postérieure est un produit de l'asyntaxie blastoporale.

Normalement, il se combine à l'achèvement de la notogenèse un accroissement en longueur de l'embryon, particulièrement actif à son extrémité caudale: à mesure que cette extrémité s'édifie, la queue s'allonge. Chez mes embryons, le retard subi par ces derniers phénomènes concourt à l'établissement de la malformation: le matériel des ébauches caudales s'accumule sur place, inemployé.

---

[1] Qui ne leur fournit aucun élément de renforcement: Lwoff, Cerfontaine, mes propres observations, contre Hatschek.

Lorsque le dos de l'embryon s'édifie régulièrement en un acte, sans halte entre ses étapes et lorsque la queue se développe en temps normal, le matériel mésoblastique qui se différencie au pourtour postérieur de l'orifice prostomial est, à mesure de sa formation, employé à surélever la paroi postérieure du corps et à allonger l'ébauche caudale. Alors, toute manifestation tératologique: — «Darmlippen» précoces et saillantes — étage dorsal spacieux formant une cavité particulière — lèvre prostomiale postérieure — cul-de-sac anal, etc. — disparaît; mais en même temps s'effacent tout indice d'une origine paire et symétrique de l'ébauche caudale et toute trace de suture ano-neurentérique: on n'a plus sous les yeux que les dispositions, d'une simplicité telle qu'elles échappent à l'analyse, réalisées chez l'embryon normal. Le développement asyntaxique nous fournit, de tous ces processus, un commentaire en marge plus lisible et plus explicite que le texte sténographique de l'ontogenèse régulière.

Cette comparaison avec l'embryon normal nous amène à nous poser une question. Chez ce dernier, étant donné le mode de formation de la paroi caudale par simple exhaussement de la lèvre blastoporale postérieure, la suture virtuelle que nous devons supposer s'étendre de l'emplacement du futur anus au canal neurentérique coupera dans le plan médian l'épiblaste. Or je n'ai tenu aucun compte de l'épiblaste dans la description des processus chez mes embryons asyntaxiques; j'admettais implicitement qu'il s'étend progressivement pour suivre dans son mouvement d'ascension le bord postérieur de l'orifice blastoporal.

Comment se fait cette extension? implique-t-elle une suture médiane? Je n'ai pu trouver aucune trace d'une telle suture, bien que je l'aie cherchée avec d'autant plus d'attention que je ne concevais pas, au début de ces recherches, une origine paire des ébauches caudales et une origine «blastoporale» de l'anus, sans l'«Afterrinne» ectodermique des spina bifida de O. Hertwig. La suture anoneurentérique observable chez mes embryons asyntaxiques est sous-épiblastique; l'épiblaste ne se relevant, chez eux, que lorsque le feuillet dorsal de la lèvre prostomiale postérieure se déploie, et suivant un trajet aussi direct que chez l'embryon normal, il est naturel que la suture médiane épiblastique échappe à l'observation comme chez ce dernier. La formation de la queue aux dépens de deux bourgeons mésoblastiques, droit et gauche, unis par une suture prostomiale, qui refoulent le reste perméable du blastopore à l'extrémité la plus reculée de la face dorsale du corps (et ultérieurement reportent le

canal neurentérique à l'extrémité de la queue) n'en est pas moins claire.

11. C'est le moment d'insister sur l'opposition entre cette interprétation des faits et l'interprétation de GOETTE (**13**, **15**), ne fut-ce que pour prévenir le malentendu qui pourrait résulter de ma terminologie. GOETTE conclut: «So bezeichnet also das Prostoma und seine Naht bei allen Chordaten nur das Hinterende ihrer dorsalen Neuralseite und der gegenüberliegenden Bauchseite» (**13** II pag. 194). Ce qu'il considère comme le «Prostoma» de l'*Amphioxus* et que son examen des figures de HATSCHEK le conduit à opposer à la face neurale («Medullarplatte») n'est, pour moi, que la portion du blastopore qui ne se ferme pas d'avant en arrière par concrescence des lèvres blastoporales, mais dont la fermeture est due à l'édification de la paroi caudale de l'embryon. Sa «Prostomanaht», au contraire, est ma suture prostomiale ano-neurentérique; mais je ne considère celle-ci que comme la portion postérieure de la longue suture prostomiale s'étendant de l'extrémité rostrale à l'extrémité ano-caudale de l'embryon, qui isole le tube intestinal et ne lui ménage plus de communication avec l'extérieur qu'au niveau de l'extrémité la plus reculée de l'orifice prostomial, là où apparait l'anus.

L'orifice blastoporal se ferme réellement, comme chez l'Amphibien, depuis la lèvre blastoporale antérieure (encoche d'invagination primitive) jusqu'à l'anus; mais le système de sutures médianes qui prend sa place n'est pas homogène: 1) de l'extrémité rostrale au canal neurentérique, cette suture est blastoporale, en relation avec la notogenèse, c'est-à-dire avec le mode de différenciation et d'édification du mésoblaste propre aux Chordés; 2) du canal neurentérique à l'anus, cette suture est, par son origine, prostomiale et gastruléenne; mais les caractères qu'elle présente chez l'embryon d'*Amphioxus* sont un contre-coup de l'intervention d'un facteur nouveau: la formation de la queue[1].

Supposons que la queue ne se forme pas: la cloison prostomiale ne se déploiera pas, à son extrémité caudale, en deux feuillets divergeants. Orifice anal et orifice neurentérique, séparés par la double lame cellulaire de la cloison en question demeureront voisins. Le tube intestinal, isolé par sa suture prostomiale dorsale, s'ouvrira à

[1] «Wir haben somit am Urmundrande einen größeren neuralen und einen kleineren, nicht neuralen Abschnitt zu unterscheiden, was für die weitere Entwicklung sehr wichtig ist.» (O. HERTWIG, **19** pag. 452.)

l'extérieur à son extrémité postérieure par l'anus et communiquera probablement avec l'extérieur à son extrémité rostrale, au niveau de l'encoche d'invagination primitive, par l'intermédiaire des éléments cellulaires ectoblastiques du «vordere Darmdivertikel», entre les extrémités rostrales des bandes mésoblastiques droite et gauche. L'étage mésoblastique, isolé par les deux sutures, dorsale (blastoporale) et ventrale (prostomiale), consistera en deux cylindres latéraux (creux ou pleins, segmentés ou non), se réunissant en arrière dans le plan médian au niveau de l'orifice neurentérique. Enfin les demi-ébauches neurales, séparées de leurs connexions primitives avec les lèvres prostomiales par le mode de genèse du mésoblaste, intercalé entre l'hypo- et l'épiblaste, opèreront leur union sur la ligne médio-dorsale par le fait d'un processus qui leur est étranger, par le fait de la notogenèse.

Si fantaisiste que soit cette image d'un embryon acaude d'*Amphioxus*, c'est sous cette forme que je me représente le mieux une «Helminthula» de Chordé. Si on la compare à l'interprétation de Kopsch (**29**), elle a l'avantage de tenir compte de la concrescence et de distinguer nettement l'anus (prostomial et vraisemblablement homologue chez tous les Métazoaires) du canal neurentérique (blastoporal et spécial aux Chordés[1]).

C. Sur la gastrulation et le mésoblaste de l'Amphioxus.

Il ne peut, naturellement, être question d'esquisser ici une vue générale, même toute provisoire, de l'embryogenèse de l'*Amphioxus*; je me propose simplement de collationner sous une forme qui en rende facile la critique ou la comparaison, quelques faits et quelques aperçus qui n'ont été notés qu'incidemment au cours des pages précédentes.

1. Dans la région caudale de mes embryons asyntaxiques, une ligne de démarcation très-nette sépare, de façon extrêmement précoce, l'hypoblaste intestinal des ébauches mésoblastiques latérales. Dès l'instant où l'étage dorsal mésoblastique de l'embryon commence à s'édifier au dessus du plan de l'orifice prostomial, les «Darmlippen» latérales font leur apparition au bord de cet orifice: elles établissent, dès le début, une frontière définitive entre les deux étages de l'embryon.

---

[1] Ce n'est pas l'avis de Kopsch; pour lui «im Canalis neurentericus der After des Anneliden enthalten ist» (**29** pag. 69).

D'autre part, je ne constate, tandis que les bandes mésoblastiques droite et gauche se différencient et prennent place dans l'endoblaste[1] de l'embryon, au dessus du plan des «Darmlippen» et de l'orifice prostomial, aucune mitose dans l'hypoblaste qui siége en dessous de ce plan. A part les quelques figures karyokinétiques que l'on doit s'attendre à y trouver, étant donné l'accroissement de l'embryon dans toutes ses parties[2], l'hypoblaste est au répos; il ne présente aucun signe de la prolifération cellulaire qui s'y manifesterait s'il collaborait à l'édification de l'étage embryonnaire dorsal. Gouttière intestinale et versants mésoblastiques de l'embryon sont des formations indépendantes qui ne se doivent rien l'une à l'autre.

Enfin, dans cette même région, la différenciation du mésoblaste et l'apparition des versants mésoblastiques dans l'endoblaste s'accompagnent d'une active prolifération cellulaire, tant dans l'ourlet mésoblastique néoformé, qu'au bord libre des jeunes lèvres blastoporales en train de s'élever au dessus du plan prostomial et que dans la zône ectoblastique circumvoisine.

Les conclusions qui se dégagent de ces faits ne sont valables, rigoureusement, que pour l'extrémité caudale du corps. Mais elles trouvent leur confirmation indirecte dans les recherches de CERFONTAINE (**6**), qui nous permettent de les étendre à la genèse du mésoblaste dans toute la longueur de l'embryon. CERFONTAINE confirme pleinement les conclusions de LWOFF quant au rôle important que jouent la prolifération et l'invagination de cellules ectoblastiques dans la transformation de la blastula d'*Amphioxus* en embryon didermique. Mais tandis que, pour LWOFF, «die Umbiegung der Ectodermzellen und deren Einstülpung nur am dorsalen Umschlagsrande sich bemerken lässt» (**31**, pag. 7), CERFONTAINE démontre que ce processus s'accomplit progressivement d'avant en arrière sur tout le pourtour du blasto-

---

[1] J'appellerai respectivement endoblaste et ectoblaste, dans un sens exclusivement topographique, le feuillet interne et le feuillet externe de l'embryon didermique, quelle que soient la composition de ces feuillets, et l'origine et la destinée de leurs composants. Le bord suivant lequel endoblaste et ectoblaste se réfléchissent l'un dans l'autre n'a, comme tel, aucune valeur morphologique.

J'appellerai embryon didermique de l'*Amphioxus* ce que les traités classiques appellent «gastrula», à partir du moment où la paroi blastuléenne accuse un commencement de dénivélation locale et aussi longtemps que l'«archenteron» résultant de cette dénivélation ne forme qu'une cavité unique.

[2] Accroissement d'ailleurs très-peu notable chez mes embryons: d'où absence presque complète de figures mitosiques.

pore; si «am ventralen Umschlagsrande eine scharfe Grenze zwischen den Entoderm- und Ectodermzellen sichtbar ist» (**31**, pag. 7), cela résulte simplement de ce que le processus ne s'est pas encore étendu jusqu'à cette région, qu'il atteint en dernier lieu.

Avec Lwoff, Cerfontaine conclut de ces faits à l'origine ectoblastique de la chorde; mais l'absence de toute limite reconnaissable entre les éléments d'origine ectoblastique dont il constate l'invagination et le reste de l'endoblaste ne lui «permet pas de discuter la question de savoir si l'ectoblaste intervient pour une part, et pour quelle part, dans l'édification du mésoblaste de l'*Amphioxus*» (pag. 366).

Les faits établis par Cerfontaine et ceux que révèle l'examen de mes embryons s'accordent et se complètent.

Nous reconnaissons, à l'extrémité caudale de mes embryons, l'«inflexion de cellules ectoblastiques» de Lwoff et de Cerfontaine: elle y fournit, de toute évidence, la totalité des versants mésoblastiques.

Une inflexion identique se produit sur toute la longueur des lèvres blastoporales latérales[1] — et j'ai déjà fait ressortir ailleurs qu'en raison de la faible importance du cordon cellulaire que forme, au bord libre de ces lèvres, chaque demi-ébauche chordale, il y aurait disproportion flagrante entre l'activité des processus décrits par Cerfontaine et leur résultat, si cette activité n'était employée qu'à l'édification de la chorde.

Si nous notons encore la précocité et la fixité de la saillie des «Darmlippen» dans toute leur longueur, chez mes embryons, il paraîtra sans doute assez légitime d'admettre que les processus qui se déroulent à leur extrémité caudale ne sont nullement particuliers à cette région du corps, mais qu'ils nous fournissent une image fidèle du mode général d'édification de l'étage mésoblastique de l'*Amphioxus* et de ses relations avec l'étage hypoblastique et avec l'ectoblaste.

Quelles conclusions en tirer quant à la genèse du mésoblaste?

a) Une seule, à mon avis, est importante, et c'est la conclusion négative. Si la plaque des macromères (plaque hypoblastique) qui

[1] J'ai discuté dans un autre chapitre la valeur mésoblastogène de l'invagination cellulaire qui se produit au niveau de l'encoche blastoporale primitive et le rôle de la lèvre blastoporale antérieure vraie dans la genèse des ébauches somitales; je me permets d'y renvoyer.

s'enfonce sous le niveau superficiel de la blastula est accompagnée dans ce mouvement (dont nous examinerons tantôt le mécanisme) par une émigration de cellules animales; si, par conséquent, l'hypoblaste ne forme jamais à lui seul l'endoblaste de l'embryon didermique, il n'en est pas moins vrai qu'hypoblaste et mésoblaste, qui constituent côte-à-côte cet endoblaste, sont des formations hétérogènes, évoluant chacune pour son compte, sans rien recevoir de sa voisine et sans rien lui fournir: le fait est patent pour l'extrémité caudale de mes embryons et toutes les données résumées ci-dessus concordent pour en démontrer la valeur générale.

Le mésoblaste somital de l'*Amphioxus* ne provient, ni en tout ni en partie, de l'hypoblaste. «Dorsalplatte» et «Darmentoderm», endoblaste «palingénétique» et endoblaste «cœnogénétique» sont radicalement distincts: c'est la conclusion finale à laquelle aboutit LWOFF et je ne puis que m'y rallier.

Toutefois, une remarque est nécessaire. Pour LWOFF, la «Dorsalplatte» qui s'intercale entre l'ectoderme superficiel (système nerveux) et l'intestin, non comme une portion détachée de la paroi intestinale, mais comme une néoformation (pag. 173), et «aus welcher entstehen die typischen Organe der Wirbelthiere — die Chorda und die Mesodermplatten» (pag. 170), ne représenterait pas la totalité du mésoblaste: «Der mittlere Theil dieser ectoblastogenen dorsalen Platte wird zur Chordaanlage, die seitlichen Theile werden zur medialen Wand der Mesodermfalten, während die laterale Wand dieser Falten von den Entodermzellen gebildet wird» (pag. 24). Et l'auteur considère comme un résultat important d'avoir pu établir, chez l'*Amphioxus* comme chez *Petromyzon*, que le mésoblaste est d'origine mixte, une partie naissant des éléments ectoblastiques de la «Dorsalplatte», une autre partie naissant de l'endoderme intestinal (pag. 55). Etant donnée l'absence, chez l'embryon normal, de toute ligne de démarcation entre ces deux portions du mésoblaste, présumées l'une ecto-, l'autre hypoblastique, la distinction établie par LWOFF n'a en réalité aucun fondement. Mais mes embryons asyntaxiques nous placent à cet égard dans des conditions d'observation éminemment favorables; à leur extrémité caudale — et nous pouvons certainement généraliser et dire dans toute la longueur de leurs versants mésoblastiques — la totalité de ces versants naît indépendamment de l'hypoblaste: c'est toute la hauteur de l'étage embryonnaire dorsal, depuis le plan de l'orifice prostomial et des «Darmlippen» jusqu'au plan de l'orifice blastoporal, c'est-à-dire

l'entière ébauche des gouttières somitales, tant de leur future paroi externe que de leur future paroi interne, qui appartient à l'endoblaste «cénogénétique» et s'oppose à l'hypoblaste intestinal.

Ce n'est qu'à condition d'introduire cette correction dans la définition de la «Dorsalplatte» de l'*Amphioxus* — et à condition, naturellement, de tenir compte de son origine par concrescence aux dépens de deux moitiés latérales et symétriques — que je reconnais la haute portée des conclusions de LWOFF et des criteria phylogénétiques qui en découlent. Et d'autre part, cette purification de la notion d'«endoblaste palingénétique», restreinte à l'hypoblaste intestinal sans mélange d'éléments mésoblastogènes, me paraît nécessaire pour légitimer la distinction radicale entre la gastrulation et la notogenèse de l'*Amphioxus*.

b) Quant à l'origine positive du mésoblaste, nous dirons, si l'on veut, que le mésoblaste de l'*Amphioxus* est ectoblastique, attendu que les cellules aux dépens desquelles il s'édifie chez des embryons comme mes embryons *Mp* ou *Ml* proviennent évidemment du feuillet externe des ces embryons; mais nous pourrions dire tout aussi bien qu'il est endoblastique, en considération de sa topographie aux stades ultérieurs. (Cf. les conclusions de MORGAN au sujet de la grenouille, **36**, I, p. 262.)

Cette distinction perd toute valeur morphologique, du moment que nous nous refusons à considérer la gastrulation comme la simple édification d'un embryon didermique, quelle que soit la composition de ses deux feuillets. Si utile qu'elle demeure pour la description d'un stade embryonnaire déterminé, pour y définir les rapports topographiques actuels des ébauches mésoblastiques, elle ne préjuge en rien l'origine réelle des ces ébauches. A ce dernier point de vue, tout ce que nous pouvons faire aujourd'hui chez l'*Amphioxus*, c'est, après avoir exclu toute relation génétique du mésoblaste avec l'hypoblaste, de le rejeter dans le «reste» indéterminé de la blastula.

2. Le mésoblaste, blastuléen comme l'hypoblaste, passe, côte-à-côte avec lui, dans l'endoblaste de l'embryon didermique. Trop de données nous font encore défaut pour que nous puissions nous rendre compte d'une façon satisfaisante du mécanisme de ce passage et, en général, du mode d'édification de l'embryon didermique aux dépens de la blastula. Il n'est cependant pas sans intérêt d'examiner sous quel jour se présente le problème, grâce aux observations des

différents auteurs chez l'embryon normal et à l'examen de mes embryons asyntaxiques.

a) La plaque des cellules hypoblastiques de la blastula finit par devenir concave et par délimiter une cavité, la cavité entérique, possédant un orifice propre, l'orifice prostomial, délimité chez mes embryons par les lèvres prostomiales (Darmlippen). Il y a là un phénomène indiscutable d'invagination, invagination hypoblastique ou gastruléenne, qui conduit à la mise en place définitive à la paroi interne de l'embryon didermique, de son «endoblaste palingénétique» (Lwoff) ou endoblaste gastruléen.

Les formations qui se rattachent à ce premier ordre de processus, aux stades ultérieurs d'organogenèse, sont le tube intestieal hypoblastique, la suture sub-chordale, l'anus et la suture ano-neurentérique.

b) La dénivélation de la plaque hypoblastique par rapport à la surface blastuléenne est le résultat de plusieurs facteurs. Le plus précoce consiste en une active prolifération des petites cellules blastuléennes le long du bord antérieur de cette plaque: ces petites cellules passent dans l'endoblaste embryonnaire au niveau de l'encoche d'invagination primitive de Samassa (Cerfontaine). J'ai exposé précédemment l'hypothèse qui me paraît cadrer le mieux avec les faits, au sujet de la destinée de ces cellules et de leur participation probable à la constitution du «vordere Darmdivertikel» de Hatschek; ce que je tiens pour établi, c'est qu'elles n'ont rien à faire avec l'édification du mésoblaste somital et que la lèvre antérieure de l'embryon didermique (lèvre «blastoporale» antérieure) ne participe pas à la concrescence blastoporale.

Cette immigration de petites cellules à la paroi rostrale de la cavité embryonnaire paraît bien consister en un pur phénomène d'invagination comme la formation de l'enteron. Se rattache-t-elle morphologiquement à la gastrulation ou devons-nous, malgré son étroite liaison avec cette dernière, la tenir pour un processus distinct? La question reste ouverte.

c) La prolifération des petites cellules blastuléennes le long des bords latéraux droit et gauche de la plaque hypoblastique conduit progressivement le jeune embryon à des stades où cette plaque hypoblastique (soit encore plane, soit déjà incurvée en gouttière) se trouve entourée et dominée latéralement par deux lèvres, deux rebords de plus en plus saillants. Il en résulte que l'étage intestinal de l'embryon, délimité par le plan de l'orifice prostomial, finit par

devenir ventral et par ne plus communiquer avec l'extérieur que par l'intermédiaire d'un étage dorsal de nouvelle formation.

Comment cet étage dorsal en arrive-t-il à se superposer à l'étage ventral?

Deux interprétations sont ici en présence: 1) La zône hypoblastique de la blastula peut s'enfoncer sous le niveau superficiel de celle-ci, grâce à une prolifération et invagination des deux zônes cellulaires qui la bordent latéralement. C'est en somme à cette conclusion qu'aboutit CERFONTAINE, d'après lequel le processus consisterait en «une épibolie s'accompagnant de l'inflexion d'une partie ectoblastique». 2) Seconde interprétation: la circonférence de la calotte hypoblastique de la blastula, futur plan prostomial, peut au contraire représenter un niveau fixe, autour et au dessus duquel les éléments cellulaires de la «Randzone» édifient par prolifération — par «a kind of budding» (HUBRECHT, **22**) — deux replis latéraux de plus en plus élevés.

Cette dernière interprétation[1] nous est imposée par le mode de formation de l'étage dorsal à l'extrémité caudale de mes embryons asyntaxiques: nous y voyons les deux versants latéraux de l'étage dorsal s'édifier de toutes pièces aux dépens de l'ectoblaste et se superposer réellement à la gouttière intestinale et au plan de l'orifice prostomial, qui est définitivement fixé dans toute la longueur de l'embryon par la saillie précoce des «Darmlippen». A mesure qu'ils s'exhaussent à la façon d'un mur, ces deux versants acquièrent un feuillet externe, ectoblastique, et un feuillet interne, endoblastique; mais ce n'est que chez l'embryon normal, chez lequel la formation d'une «Dorsalplatte» médiane suit pas à pas le processus, que cet apport d'éléments blastuléens à l'endoblaste embryonnaire peut en imposer pour une invagination ectoblastique.

Et le phénomène tout entier n'a rien de commun avec une épibolie, bien qu'il corresponde étroitement, si on veut bien supposer l'hypoblaste épaissi et chargé de vitellus comme chez la grenouille, à l'«épibolie bilatérale» de ROUX.

3. Le résultat de ce processus est a) d'adjoindre au feuillet interne de l'embryon didermique, l'«endoblaste cénogénétique» (LWOFF): bandes mésoblastiques droite et gauche et ébauches chordales, et

[1] Qui nous fournira peut-être une explication aussi simple que plausible des «embryons en cloche» au chlorure de lithium, signalés dans l'introduction de ce travail.

b) parallèlement, de donner naissance au blastopore et à l'orifice blastoporal[1].

Blastopore et orifice blastoporal — plus tard suture blastoporale dorsale et orifice «neurentérique» — sont, chez l'*Amphioxus*, des formations secondaires, consécutives à la formation du feuillet moyen, résultant du mode de développement de ce dernier et du fait qu'il est intercalé dans la continuité entre l'hypoblaste et l'épiblaste.

Réciproquement, le mésoblaste de l'*Amphioxus* est blastoporal («mésoblaste péristomal» de Rabl).

4. La notogenèse de l'*Amphioxus* n'est, essentiellement, que la traduction organologique de la mésoblastogenèse.

Normalement, la différenciation des éléments mésoblastiques, l'édification des versants mésoblastiques et la concrescence dorsale ne forment qu'une série continue de processus: la notogenèse s'accomplit en un acte. Chez mes embryons asyntaxiques, l'ensemble des phénomènes qui conduisent à la constitution du dos de l'embryon se déroule en deux temps, séparés par une pause plus ou moins longue, pendant laquelle se manifeste comme un symptôme d'anachronisme, l'asyntaxie blastoporale.

Qu'il me soit permis, en terminant, de saisir la première occasion que m'ait offerte mon séjour à la Station Zoologique de Naples pour exprimer à M. le Professeur A. Dohrn ma plus profonde reconnaissance pour la large et généreuse hospitalité qu'il m'a donnée dans son Institut, et pour les marques d'inépuisable bienveillance et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. Et ce m'est un agréable devoir de remercier tous les membres de l'état-major de la Station Zoologique de l'extrême obligeance et de la libéralité avec laquelle j'en ai reçu matériel, instruments de travail, renseignements et conseils.

Station Zoologique de Naples, Février 1907.

[1] Les ébauches chordales sont-elles blastoporales? au point de vue de l'ontogenèse, cela paraît évident; mais tout aussi évidente serait la nature blastoporale des demi-ébauches neurales, qui n'ont cependant, morphologiquement, rien de commun avec la notogenèse particulière aux Chordés et sont plutôt, à beaucoup d'égards, prostomiales. La chorde suit-elle le névraxe ou suit-elle le mésoblaste? A part sa (probable) origine strictement bilatérale, qui plaiderait en faveur du caractère blastoporal, je ne vois aucun argument qui permette de décider entre les deux attributions: d'où le rôle de corps étranger qu'elle joue dans toute cette étude.

Index bibliographique.

1. **Beneden, E. van,** Recherches sur le développement des *Arachnactis.* in: Arch. Biol. Tome 11. 1891.
2. ——, Les Anthozoaires de la «Plankton-Expedition». in: Ergeb. Plankton-Exp. Bd. 2 Ke. 1898.
3. **Beneden, E. van, & C. Julin,** Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6 1886.
4. **Brachet, A.,** Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens. ibid. Tome 19 1902.
5. ——, Gastrulation et formation de l'embryon ches les Chordés. in: Anat. Anz. 27. Bd. 1905.
6. **Cerfontaine, P.,** Recherches sur le développement de l'*Amphioxus.* in: Arch. Biol. Tome 22 1906.
7. **Davidoff, M. v.,** Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 2. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 9. Bd. 1891.
8. ——, Die Urmundtheorie. Bemerkungen zu O. Hertwig's Untersuchungen: Urmund und Spina bifida. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
9. **Driesch, H.,** Entwicklungsmechanische Studien. 7. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden). in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.
10. **Eisig, H.,** Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. ibid. 13. Bd. 1898.
11. **Erlanger, R. v.,** Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 4. Bd. 1891.
12. **Garbowski, T.,** *Amphioxus* als Grundlage der Mesodermtheorie. in: Anat. Anz. 14. Bd. 1898.
13. **Goette, A.,** Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Würmer, I, II. 1882, 1884.
14. ——, Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges, 1890.
15. ——, Über den Ursprung der Wirbelthiere. in: Verh. D. Z. Ges. 5. Vers. 1895.
16. **Gurwitsch, A.,** Über die formative Wirkung des veränderten Mediums auf die embryonale Entwickelung. in: Arch. Entwickelungsmech. 3. Bd. 1896.
17. **Hatschek, B.,** Studien über die Entwickelung des *Amphioxus.* in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1881.
18. **Herbst, C.,** Experimentelle Untersuchungen. 1. in: Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. 1892; 2. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.
19. **Hertwig, O.,** Urmund und Spina bifida. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892.
20. ——, Die Lehre von den Keimblättern. in: Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig Jena 1. Bd. 1903.
21. **Hubrecht, A. A. W.,** Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum.* in: Verh. Akad. Amsterdam, Deel 8. Nr. 6. 1902.
22. ——, Die Gastrulation der Wirbelthiere. in: Anat. Anz. 26. Bd. 1905.
23. **Keibel, F.,** Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbelthiere. in: Anat. Hefte 2. Abth. 10. Bd. 1900.
24. ——, Zur Gastrulationsfrage. in: Anat. Anz. 26. Bd. 1905.

25. **Klaatsch, H.** in: Verh. Anat. Ges. 10. Vers. 1896.
26. ——, Bemerkungen über die Gastrula des *Amphioxus*. in: Morph. Jahrb. 25. Bd. 1897.
27. **Kopsch, Fr.**, Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei. in: Verh. Anat. Ges. 9. Vers. 1895.
28. ——, Bildung und Bedeutung des Canalis neurentericus. 2. *Amphioxus*, Tunicaten. in: Sitzungsb. Ges. Nat. Freunde Berlin 1897.
29. ——, Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. in: Verh. Anat. Ges. 12. Vers. 1898.
30. **Lo Bianco, S.**, Azione della pioggia di cenere, caduta durante l'eruzione del Vesuvio dell' Aprile 1906, sugli animali marini. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 18. Bd. 1906.
31. **Lwoff, B.**, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 8 1894.
32. **Mac Bride, E. W.**, The early Development of *Amphioxus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 40 1898.
33. **Maurer, F.**, Die Entwickelung des Darmsystems. in: Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig Jena 2. Bd. 1902.
34. **Morgan, T. H.**, Experimental Studies on the Teleost Eggs. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
35. ——, The formation of the Embryo of the Frog. ibid. 9. Jahrg. 1894.
36. ——, The Relation Between Normal and Abnormal Development of the Embryo of the Frog. I—X. in: Arch. Entwickelungsmech. 15.—19. Bd. 1902—1905.
37. **Morgan, T. H., & A. T. Hazen**, The gastrula of *Amphioxus*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 16 1900.
38. **Rabl, C.**, Theorie des Mesoderms. 1. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1892.
39. ——, Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1896.
40. **Roux, W.**, Gesammelte Abhandlungen, 2. Bd. Abh. 13—23 über Entwickelungsmechanik des Embryo. Leipzig 1895.
41. **Samassa, P.**, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. 4. *Amphioxus*. in: Arch. Entwickelungsmech. 7. Bd. 1898.
42. **Sobotta, J.**, Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang beim *Amphioxus*. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 31. Bd. 1897.
43. **Zelinka, C.**, Studien über Räderthiere. 3. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. 1892.
44. **Ziegler, H. E.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbelthiere. Jena 1902.

Explication des figures des Planches 8 et 9.

Abréviations générales.

A. cul-de-sac entérique antérieur, = «vordere Darmdivertikel» de HATSCHEK.
a. cul-de-sac entérique postérieur, = intestin anal.
Bl. orifice blastoporal.
Ch. chorde dorsale ou ébauche chordale médiane.
ch. d. demi-ébauche chordale droite.
ch. g. demi-ébauche chordale gauche.
C. N. canal neurentérique.
df. «Darmfalte».
dl. «Darmlippe», = lèvre prostomiale.
E. cavité de l'étage embryonnaire ventral = cavité entérique.
M. R. gouttière neurale.
Ms. gouttière mésoblastique non encore segmentée, ou mésoblaste.
N. lame neurale médiane, ou demi-ébauche neurale latérale.
nht. suture blastoporale dorsale.
u. l. lèvre blastoporale latérale.
U. L. a. lèvre blastoporale antérieure vraie.
ula. lèvre blastoporale antérieure fausse = bord antérieur de l'orifice blastoporal en voie de fermeture.
U. S.[1], *U. S.*[2], *U. S.*[3], etc.: Protosomite de la 1e, 2e, 3e paire.

Planche 8.

Embryon *Ma*, reconstitution par la méthode de Born. Coupes de 3 μ, dessinées au grossissement de 666 : 1; plaques de cire de 2 mm d'épaisseur; le modèle est réduit environ aux $^2/_3$ par la photographie.

L'embryon a été débité en 37 coupes transversales, de son extrémité caudale à son extrémité rostrale; les coupes ayant été numérotées à partir de l'extrémité rostrale et les plaques de cire se suivant dans le même sens, le modèle fournit une image spéculaire de l'objet.

Afin d'en exposer le détail intérieur, le modèle a été partagé en deux moitiés par une section en escalier, passant à droite entre la 21e et la 22e coupe de l'embryon, à gauche entre la 15e et la 16e coupe. La photographie *I* montre la moitié antérieure de l'objet, vu par son extrémité postérieure; la photographie *II* montre la moitié postérieure de l'objet, vu par son extrémité antérieure.

Les excellents clichés stéréoscopiques sont dus au talent de photographe et à l'extrême obligeance de M. le Dr. SCHOEBEL, que je me fais un plaisir de remercier.

Planche 9.

Figs. 1 à 11. Coupes transversales No. 6, 8, 10, 14, 17, 19, 23, 24, 26, 28, 32 de l'embryon *Ma*, représenté par le modèle de cire de la Pl. 8. Le côté droit de la coupe est à la droite du lecteur. Grossissement 440.

Fig. 12. Embryon *Mb*. Coupe longitudinale passant par l'axe rostro-caudal de l'embryon, mais oblique de façon à intéresser d'une part les deux proto-

somites et la gouttière mésoblastique du côté droit et, d'autre part, la paroi entérique, à gauche du plan médian. Asyntaxie prostomiale totale. Grossissement 440.

* Niveau de l'extrémité antérieure de la chorde, sur les coupes voisines.

Figs. 13, 14. Embryon *Me*, pourvu d'une paire de protosomites. Portion dorsale de deux coupes transversales traversant la voûte de l'embryon en avant de l'orifice blastoporal en voie de fermeture.

L'embryon ayant fourni 38 coupes à 3 μ, l'orifice blastoporal s'ouvre sur la 20e; la fig. 13 est empruntée à la 14e coupe, la fig. 14 à la 17e coupe de l'embryon. Grossissement 440.

Figs. 15, 16, 17. Embryon *Mk*, pourvu de 5 paires du protosomites. La coupe de la fig. 17 passe au niveau de le 5e paire de protosomites, par l'orifice blastoporal encore ouvert; — *N.*, demi-lame neurale droite. La coupe de la fig. 16 passe par le bord libre de la «lèvre blastoporale antérieure» fausse. La coupe de la fig. 15 traverse la voûte embryonnaire dorsale à 5 coupes ($5 \times 3\,\mu$) plus en avant. Grossissement 440.

Figs. 18, 19, 20. Embryon *Mc* pourvu de 2 paires de protosomites. Coupes transversales de l'extrémité caudale. Grossissement 440.

Fig. 18. Coupe passant immédiatement en avant de l'extrémité postérieure de l'orifice prostomial.

Fig. 19. Bord antérieur de la lèvre prostomiale postérieure (*dl*).

Fig. 20. Lèvre prostomiale postérieure dédoublée en ses deux feuillets.

α, cul-de-sac anal.

Figs. 21 à 27. Embryon *D*, pourvu de 10 à 11 paires de protosomites. Coupes transversales de l'extrémité caudale du corps, montrant la cavité embryonnaire subdivisée par une cloison horizontale (lèvre prostomiale postérieure, *dl*) en ses deux étages, dorsal et ventral: α, cul-de-sac anal. β, ébauche caudale.

Liquide de Zenker; coupes à 5 μ; Safranine. Grossissement ca. 300.

The Reactions of the Vertebrate Embryo to Stimulation and the Associated Changes in the Nervous System.

By

Stewart Paton

Baltimore.

With one text-figure and plates 23—25.

The observations recorded in the following pages are the results of a series of studies begun several years ago with the intention of describing, as briefly as is consistent with accuracy and clearness of statement, some of the more important of the earliest reactions of the embryo to stimulation, and then noting in a parallel column the synchronous morphological changes in the nervous system.

As every investigator knows, who has attempted to solve any of the problems involving a discussion of the reciprocal relations of structure and function, the difficulties, both real and fictitious, that interfere with such an undertaking, are manifold. In order to avoid the dangers of speculation the attempt has been made in common with Jennings (Behavior of the Lower Organisms, Columbia University, Biological Series 10, 1906) and other investigators, to study organisms as "masses of matter".

The present aim has been to try to describe some of the more striking phenomena that occur in the embryo at the time when the first cardiac beats and earliest responses to external stimulation begin, and then to determine in a general, but not specific way, how far these reactions are dependant upon the functional activity of a nervous system. This problem is essentially different from the far more difficult task of trying to determine the links between the two sets of facts. Every effort has been made to make use of a phraseology that will not convey to the mind of the reader the idea

that functional events may, without qualification, be expressed by the same signs and symbols as those employed by the morphologist.

The last word upon these borderline questions will undoubtedly come from the physicist and chemist, but the work of preparing the way for them is still carried on in a field from which the student of morphology and histology may not yet be excluded.

As far as possible, in recording events and conditions, a form of parallelism has been followed in order to facilitate description and to avoid any implied acquiescence in purely theoretical considerations. It must be understood, however, that this form of parallelism is provisional and relative, and therefore quite distinct from that frequently adopted as a philosophical creed by many physiologists when discussing the relations of structure and function in the nervous system.

The attempt has also been made to describe the results of these observations as objectively as possible and appreciating the well merited sympathy expressed by BALFOUR, for the student of modern scientific literature, in the Preface to his classical work on the Elasmobranchs, to refer to the work of others only when the occasion seems to call for it, and therefore a sufficient reason exists to justify any additional tax being imposed upon the reader's attention and patience.

In Section 1 a description of some of the primitive physiological reactions of the embryo to its environment, to incident stimuli, and to metabolic processes is given, while in Section 2 there is a general outline of the development of the nervous system at certain epochs, followed by a discussion of what seems to be the more important histological characteristics of these periods; and finally the attempt is made in a few instances to indicate the bearing that these detached and isolated facts have to each other. In Section 3 the technical methods employed in the study of the tissues are described in detail.

Section 1.

The observations in the main have been conducted upon the embryos of *Amblystoma mexicanum*, *Salamandra maculata*, *Rana*, *Salmo fontinalis*, *Pristiurus melanostomus*, *Scyllium canicula* and *stellare*, *Torpedo marmorata* and *ocellata*, and upon a few specimens of *Amphioxus*. As the records of results obtained in the study of

Pristiurus, *Scyllium*, *Torpedo* and *Lacerta* embryos are more complete than are those made upon the other species, the attention will be directed chiefly to the conditions existing in the three types of the Elasmobranchs, and the single representative of the Lacertidae.

There are two reasons why the results obtained have not been equally satisfactory in regard to all species studied. In the first place the investigations made upon the Elasmobranchs and *Lacerta* were begun at a time when I had profited greatly by the experience gained by studying other embryos. In the second place the ease with which the Elasmobranchs may, at a very early period in their development be removed from the case in which they are enclosed, and kept alive for considerable periods of time either in normal salt solution or in a $3^1/_2\,\%$ solution, which approximates the specific gravity of sea water, was an important factor in facilitating observation.

In *Lacerta*, on account of the extreme difficulty of removing the embryo uninjured from the shell the importance of the physiological observations was much less than those connected with the study of the tissues. In Selachians, in order to reduce the source of possible error to a minimum, the attempt was frequently made to study the character, rhythm, and rapidity of the movements before the egg-case was opened; the egg being placed for this purpose in a glass vessel filled with sea-water of the same temperature as that contained in the aquarium from which the egg had been taken. Unfortunately, owing to the thickness of the egg capsule, it is only possible by this procedure to determine more or less roughly the character of the movements. Even with the exercise of the greatest caution in the removal of the embryo from the capsule there is at first nearly always a well marked alteration in the rhythm of the movements, due to a variety of causes, depending upon the physical and chemical differences that exist between the fluid contained within the capsule and that to which the embryo finds itself suddenly transferred. The difficulties are greatly increased if the attempt is made to remove the young Trout or Salmon embryo from its shell on account of the relative large size of the sac — and therefore these species are far less adapted to experiments of this nature than are the Selachians.

The first movements that occur in *Pristiurus* embryos in any way suggesting the possibility of muscular activity have been occasionally seen in embryos of 3,5 mm., but as a rule are easily re-

cognizable and possess certain definite and distinguishing characteristics in those of 4 mm. in length. In several instances at the earlier stage (3,5 mm.) it has been noted that about 1 mm. from the head end of embryo there is a point of flexion at which jerky lateral movements take place. Occasionally the tail end, but to a less extent, is also deflected laterally at the same instant that the anterior part swings out from the median line. Several of these movements more or less rhythmic in character occur at intervals of one or two seconds and are followed by a pause of several seconds, and then the cycle begins again. Although the entire head, and as has been said, sometimes the tail, swing laterally so that at the end of the outward excursion the entire embryo on the side towards which the movement takes place forms a concave curve, it is probable that only the middle third of the body is actively concerned in the movement, the two ends playing only a passive part in the swing. The pivotal point at which this flexion seems to occur is practically just above the point of attachment of the embryo to the egg, at a point where the myotomes develope most rapidly, and where neurofibrils are found as early as the stage represented by embryos of 5mm.—6mm. in length, appearing in the syncytium or plasmodium formed by the primitive myoblasts or their antecedents.

An exceedingly important point in connection with these primitive movements is that, if each individual excursion of the body is compared with those taking place at a time when the reactions represent the active participation of the skeletal muscles, it becomes exceedingly difficult to determine the individual characteristics which distinguish the earlier from the later forms. The differences are merely those of degree, but not of kind. If the temperature of the salt solution is the same as that of the water from which the egg was taken these movements, even in small embryos, may continue for hours. The signs of approaching death are a loss of the rhythmic character of the movements which soon become almost continuous. At first the length of excursion is greater, giving the impression of hyper-abduction and hyper-adduction, at the same time becoming more abrupt and jerky in character. The ab- and adduction occurring in embryos between 3,5 mm. and 5 mm. and which under normal conditions are the only ones observed, in this preagonal stage are frequently accompanied by a dorsal flexion which at times becomes tonic. The first of these spasmodic contractions may gene-

rally be abolished or inhibited by the action of cocain — a few drops of a 2% solution added to each 50 cc. of the fluid in which the embryo swims are quite sufficient for this purpose. Chloretone (acetonchloroform) seems to have a similar effect, but does not apparently weaken the heart's action to the same extent as does cocain. When the movements begin to assume the pronounced characteristics of the preagonal stage neither the former nor the latter seem to diminish their intensity.

The exact moment at which these movements begin unquestionably varies in different embryos. The same holds true for all muscular contractions including those of the heart. Generally in embryos (*Pristiurus*, *Scyllium*, *Torpedo*) which have attained a length of 4 mm. they are so well developed as to be easily recognized.

A *Scyllium* embryo, length 6 mm., lying in a small glass vessel containing salt solution was placed upon the stage of a microscope and the reactions studied with the aid of Zeiss ocular 2—obj. a_3. The bodily movements which at this period are very well marked occurred in distinct groups, three or four rapidly succeeding each other were followed by a pause. The outward swing of the head and tail seemed to be due to a vigorous impulsion or rather an active muscular contraction taking place in the middle third of the embryo. The return excursion to the middle line however, was slower and gave the impression of being merely a passive movement, similar to the manner in which an india-rubber band flies back into place after the tension has been relaxed.

In an embryo of the same species, length 7 mm., the character of the return swing resembled that of the outward excursion, and after prolonged observation the inference that it was an active, and not merely a passive movement, seemed to be justified. In the earliest stages when these movements occur it is noticeable that the excursions of the head are greater than those of the tail. This may be in part the result of the attachment of the embryo and in part referable to the fact that the myotome, which is more fully developed in the cranial than it is in the caudal part of the body is beginning to function. If a needle is carefully slipped under the head or the tail of an embryo of 8 mm.—9 mm. in length and one end is gently raised, the length of the excursions of the other are changed without being completely inhibited.

In *Pristiurus* or *Scyllium* embryos (length 10 mm.) if the head is allowed to swing only in one direction, for example to the right,

and then on its return to the middle line is prevented, by means of a needle whose point is covered with blotting paper, from passing outwards to the left, it will be noticed that on the next outward excursion to the right the distance covered by both head and tail is shorter than would be the case if the swing to the left had been uninterrupted.

In the diagram the line *A—B* represents the median line of the body, the curve *C—D* the outer limit of the unimpeded excursion to the right, while the dotted line *E—F* represents the extent of movement when the passage of head to the left is prevented. After careful study of these movements the impression is strengthened that the difference between the two outward excursions of the head to the right cannot be explained simply as the result of the body gaining greater impetus in the swing when the movement to the left is unimpeded, and therefore as a result passing further out to the right on its return. The explanation of this phenomenon is to be sought for in the interference caused to the whole movement by an obstruction acting at the opposite end of the body. Generally as the embryo grows the interference with the spontaneous movements of one end is associated less and less with corresponding disturbances in those of the other. At first the general radiation of impulses causing contractions is seriously impaired by the presence of any opposition, even if acting upon a very remote point. Gradually the extent and strength of the movements described become more marked, depending to some degree upon a variety of physical conditions in addition to those associated with the growth of the embryo. The temperature of the fluids in which the embryo is placed, as well as the differences in chemical constitution undoubtedly have a decided influence although unfortunately no exact data in reference to these points may be given.

It is hardly necessary to mention that the tendency shown by the embryo, even in its earliest stages of development to lie upon its belly, as does the adult fish, is simply the result of the natural position upon the egg. In embryos of 13 mm. or 14 mm., as soon as the attachment which holds them in position is severed, they fall at once upon their side, but occasionally display a tendency to right themselves when swimming. These early attemps while in motion

to pass from the lateral position to that maintained by the adult fish are probably the result of the shape of the body combined with the propulsion through the water and are not to be attributed to the direct influence exerted by the nervous system. Even embryos of 20 mm. or more in length rest upon their side when not forging ahead. It is impossible to determine the time when the preservation of a stable equilibrium may be said to become a function of the nervous system. In every instance the change that takes place between movements, obviously the result of purely chemical and physical processes in the organism, and those reflecting the modifying and coordinating action produced by the interposition of a nervous system is exceedingly gradual and no distinguishing characteristics mark the advent of this domination.

Gradually as the embryo increases in length the movements become more and more complicated. Already in the case of *Pristiurus*, *Scyllium* and *Torpedo* at 15 mm. a rotatory motion appears and at 20 mm. this has become a true screw movement which adds considerably to the rapidity of the progression. At 25 mm. the embryo is almost constantly engaged in twisting and untwisting the long narrow body and tail.

Trout embryos of 15 mm. are capable of swimming once or twice around a dish of 5 cm. in diameter, but in all the fish examined definite progression is possible long before this stage is reached; thus for example at 9 or 10 mm. the embryo is quite capable, when detached, of forging slowly ahead.

When we come to consider the reactions that follow an incident stimulus, such as the touch or prick of a needle, the difficulties of accurately observing and interpreting the phenomena are very great. The results themselves are often apparently conflicting and consequently any attempt to interpret even those that seem to be the most favorable and positive should be made with the greatest caution.

In *Scyllium* embryos of 7—8 mm. it is frequently observed, that when the tail, head or body is gently touched with a needle whose point is guarded by a piece of blotting paper, that a slight but positive increase occurs in the number as well as in the extent of the movements. If the head is prevented from swinging, by gently pressing the needle still covered with paper against it, the lashing of the tail becomes more pronounced. On the other hand at this stage it is still very difficult to determine with accuracy whether when the surface is pricked with an extremely fine and sharp needle

the character of the movements made by the embryo is materially altered.

An interesting phenomenon, and one of the earliest reactions following an impinging stimulus may be observed in Trout, if the sac of the embryo after removal from the shell is gently pricked or squeezed with the forceps. Instantaneously all the movements of the young fish become greatly exaggerated and persist for several seconds to be renewed immediately when the stimulus is again applied. I first noticed this reaction several years ago but have never discovered a satisfactory explanation for its occurrence. Possibly it may be due to transmission of an impulse by means of the fluid, which fills and distends the sac, to the skeletal muscles. No neurofibrils are to be found in the wall of the sac at this period. As far as I know this reaction, or rather series of reactions, following stimulation of the sac has not been described.

In very young embryos gentle pressure over the cardiac area causes a slight change in the rhythm and rapidity of the bodily movements, a reaction that may be set down to the interference with the circulation, and not to any sensory anomaly.

The first premonition conveying to the observer the distinct impression that the movements following direct stimulation may be the result of the dominating and coordinating influence of the nervous system occurs at the time when the neurofibrils begin to develope in the lateral line organs. This period is represented in Selachians of from 9—10 mm. in length and has been also noted at early stages in trout embryos.

One of the earliest responses to stimulation to appear, almost coincidently with that associated with the development of the lateral line organs, is obtained by pricking the belly of the fish. The immediate change in position following stimulation, or the alteration in the rhythm of the swing of the head and tail indicate the presence of genuine reflex activities. In studying these reactions it has been considered that a definite change in position of the embryo, or an alteration in the number and character of the movements, if following immediately and constantly upon an incident stimulus were evidence of the beginning functional activity of so-called reflex arcs and centres. The difficulties connected with any attempt to localize the areas on the body, the stimulation of which are immediately followed by reflex movements, are so great as to make an accurate investigation impossible. The difference however

that does exist between the sensitiveness of head and body is, until a comparatively late stage in the life of the embryo, considerable. The epidermal layer of the former may be gently rubbed or pricked without any visible response, a condition that is in marked contrast to the series of reflex activities initiated by stimulating the latter.

The eye seems to be quite insensible to tactile stimuli in all the stages examined.

In *Pristiurus*, *Scyllium* and *Torpedo* in contrast to Trout and Salmon the spontaneous movements of the lower jaw are absent. In the two latter they may be easily seen in embryos of 16 mm. or 17 mm. while the gills move rhythmically and rapidly as early as 13 mm.

The difficulty of determining the effect of light as a stimulus is very great. In a number of instances I have observed that if *Pristiurus* embryos (12—14 mm.) after removal from the egg case were placed in a glass dish containing 3% salt solution and bright sun light was then suddenly thrown upon them by means of a mirror that either one of two things happened. If the embryo prior to this stimulation was resting quietly on the bottom of the dish an attempt was at once made to swim; but if movements were already being executed at the moment when the incident light stimulus fell upon the body a change in their rhythm and number took place. It was not determined accurately whether one part of the surface of the body was more sensitive to the action of light rays than was another. This general apparent sensitiveness to the action of light rays may really be due in part at least to the heat rays. Without further study it would not be justifiable to compare these primitive reactions to those which develope later on and are undoubtedly the result of the functional activity of the retina.

The prompt and unmistakable responses to thermal stimuli appear at an early stage — for example energetic wrigglings occur in trout (14 mm.) when touched with a warm needle, and the same is equally true of the selachians.

The study of the cardiac movements was particularly interesting, for it was observed that with the exercise of care in removal of embryo from the shell that the heart was generally seen to be beating regularly and with considerable force in selachians only 5 mm. long. In two or three instances I have noted regular unmistakable cardiac activity in embryos measuring 4 mm.

The following table gives a general idea of the rapidity of the heart beats at different periods in the life of the embryo.

Length of embryo		Number of beats per minute after removal from egg-case and embryo placed in 3% salt solution
Pristiurus	5 mm	16—20
	10 »	27—29
	14 »	36—38
	17 »	43—45

This table with only very slight modifications is applicable to all the different species of Selachians I have studied.

In Trout and Salmon on the other hand the rate of cardiac pulsation is considerably greater; for example at 10 mm. it is 25 or 28 and at 15 mm. it has increased to 75 or 80 per minute.

I have frequently noticed that when the Selachian embryo is first brought into the dish containing salt solution that the rapidity of the heart's action is less than it is after an interval of half a minute. This change may be the result of shock.

Unfortunately I have not studied with any degree of accuracy the effect of changes of temperature of the salt solution upon the heart, but even to the casual observer there cannot be any doubt that comparatively slight changes in the temperature of the fluid medium in which the embryo swims modify very materially the rate and rhythm of the cardiac cycle.

Section 2.

a) General Description of Nervous System.

In order to avoid repetition the general appearances of the nervous system of an embryo of *Torpedo ocellata* of 7 mm. in length will be described and the discussion of the condition noted in the earlier stages postponed until considering the questions relating to the finer histological structure (Section 3). By following this plan it is hoped that the reader will get as concise and clear an idea, as the actual facts permit, of the general relation existing between the physiological reactions that have already been described and the correlative changes occurring in the central and peripheral nervous system.

Prior to the period about to be described neither the peripheral nor central nervous system may be said to contain any fully differentiated nerve tracts, and yet, as will be shown later on, paths do exist by which impulses may be received and transmitted.

When the embryos have reached a length of from 7—8 mm. the development and differentiation of the various elements in the central as well as peripheral nervous system proceed with remarkable rapidity, and I know of no phenomena more striking than the sudden change that occurs in the appearance of the nervous system in Selachian embryos between the length of 5 and 8 mm. In the former stage, as will be shown later on, the merest rudiments of a nervous system exist, so primitive and detached that from the morphological standpoint one is at first inclined to regard them as negligible elements. Then a marvellous change begins and almost instantaneously in the brain, spiral cord, and ganglia as well as in the periphery, countless neurofibrils running either in nerve bundles or each one quite free, seem suddenly to be called into existence.

In a well stained series of sections through a *Torpedo* embryo of 7 mm. in length the following conditions may be noted.

No neurofibrils are seen in the first few sections of this series extending through the mid-brain, then as one passes a few coarse comma-like filaments begin to make their appearance in the periphery and, by the time a point in the series has been reached corresponding to the plane just above the eyes, a single bundle of fibrils may easily be made out extending from the dorsal almost to the ventral end of that part of the mid-brain contained in the section. In each plane, it may easily be seen that these primitive bundles are frequently made up of two or three fibrils which seem to spring in the majority, if not all instances, from cells lying tangentially and the only ones to be found in this zone. A number of black dots representing undoubtedly the cross sections of fibrils running longitudinally are noticed in the periphery. The fibrils connecting the cranial with the caudally situated portions of the brain become more numerous as one approaches the point of origin of the fifth nerve while the bundles lying along in the marginal veil zone (Randschleier) diminish rapidly in number. In sagittal sections a few fibrils may be noted marking the beginning of the Oculomotorius. The process of neurofibrillation in the Trigeminus has already progressed considerably. A few fibrils coming

from a group of cells lying ventrally and in the periphery of the brain pass backwards in the marginal veil, until they reach a point just behind which the Trigeminus fibres first make their appearance. This nerve even at this early stage presents interesting features. A collection of pear-shaped cells lying in the outer margin of the medulla are connected with fibril bundles uniting them with the mass of the Trigeminus ganglion. In each section, in this area one meets with two or three of these cells, while within the ganglia itself large numbers of rather thick deeply stained fibrils, all practically running in the same direction towards the periphery on the one side and the medulla upon the other, are plainly visible. This observation does not confirm the affirmation of KLINKHARDT (Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. in: Jena. Zeit. Naturw. 40. Bd. 1905) to the effect that at this period the ganglion as far as nervous connections are concerned, is isolated from the medulla. Not only do central connections exist but the ganglion is also already intimately united with the inner surface of the epidermal layer by neurofibrils which sometimes seem to form a loose plexus. Often, however, the individual filaments end abruptly and blindly without penetrating further between the nuclei of this layer.

It is not at all improbable, as GUTHKE (Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata.* in: Jena. Zeit. Naturw. 42. Bd. 1906) has pointed out, that nuclei derived from the ectoderm enter the ganglion thus forming, genuine connections with the periphery.

The majority of fibrils are found in the ganglion in those sections where it has attained its greatest dimensions, but only a comparatively few appear in the branch to the ciliary ganglion.

The branch described both by VAN WIJHE and GUTHKE as running perpendicularly to the course of the R. ophthalmicus profundus and connecting the ciliary ganglion with the epidermis does not yet contain any fibrils, although numerous protoplasmic strands may be seen uniting the ganglionic mass with the periphery. A few rather coarse deeply stained fibrils may, at this early stage, be detected in the R. ophthalmicus profundus and are the first to appear in the cross sections as we pass from the head to the tail. They curve inwards behind the eye to a point in the mesenchyme where they can not be traced any further. Thus it will be seen that the whole tract of the Nervus ophthalmicus profundus is already practically differentiated into fibrils.

GUTHKE's description of this nerve in *Torpedo* embryos of 11 mm. in length (Stadium 2) correspond to the conditions observed at a very much earlier period when the tissues have been stained by a method capable of picking out the neurofibrils. The difference between the stages represented by the embryos described in the present paper and those mentioned by GUTHKE is even greater than at first appears. The lengths of the embryos upon which my observations were conducted were determined prior to fixation, while GUTHKE's measurements were made after the material had been fixed in sublimate and subsequently preserved in alcohol, so that there must be a difference of at least 5 mm. between my embryo of 7 mm. in length in which this nerve was clearly descernible and the Stadium 2 of GUTHKE representing the conditions in embryos of 12 mm. It has frequently been noted that embryos of this size shrink at least 1 mm. during the process of fixation so that an embryo of 11 mm. in length if measured in alcohol may be said to be at least 12 mm. long when alive.

The Ramus ophthalmicus superficialis of the Facial is not yet differentiated.

Several sections, each one 5 μ in thickness, intervene between the point at which the last fibril bundles forming the Trigeminus root are seen entering the medulla, and that where those passing into the Facial first make their appearance. In this interval within the medulla a few bundles of fibrils in each section are seen in the marginal- veil zone running in the direction of the anterior commissure; while the cross sections of others connecting more remote centres are also visible in this same location. When the Acustico-facial ganglion comes into view large numbers of fibrils are already seen creeping in among the nuclei but are not yet visible in the epidermis at the points where those two structures are in contact. All points of the ganglion, those lying cranially as well as caudally, contain a comparatively larger number of fibrils than does the Trigeminus ganglion.

After a break of ten or twelve sections, bundles of fibrils are seen entering the Glossopharyngeus. The connections between the ganglion and medulla are already numerous, a fact that is also opposed to the observations of GUTHKE who refers to the comparative meagreness of the connections existing between these two masses. Not unfrequently thick bundles may be followed, extending

quite through the ganglion to a point just below the epidermal thickening. It is quite noticeable that around the group of large pear-shape cells lying in the latero-ventral part of the medulla even more fibrils are differentiated than in the Acustico-facial area. The intimate connections consisting of neurofibril bundles that unite all the ganglionic masses, beginning with the Trigeminus and including the Vagus, are a very striking feature as is also the splitting up of the coarse fibril bundles into exceedingly fine filaments about the latero-ventral group of cells from the Trigeminus through all the sections to the caudal Vagus area.

Even after passing the Glossopharyngeus this arrangement of fibrils in the medulla remains the same; three or four sections intervening before the first roots of the Vagus are seen. The latter are not so closely surrounded by cells as are the Glossopharyngeal fibres, and may be easily traced to the inner border of the epidermal thickening. As in the case of all the other epidermal thickenings it is impossible to discover any fibrils among the nuclei of this layer. The cranial bundles coming from the Vagus may be followed as they pass ventrally, frequently close under the epidermis with which they seem, except at the points above mentioned, to have no connection. The caudal branches sweep forward in a curve, until they reach that part of the mesenchyme lying between the œsophagus and epidermal plaque where they end abruptly. In no instance have I been able at this stage to detect the presence of neurofibrils coming from the direction of the central nervous system, either penetrating among the nuclei lining the alimentary tract nor among those of the heart. Near the caudal end of the Vagus area in the medulla we begin to meet with fibrils which pass outwards, at a point slightly dorsal to the exit of the ventral roots, originally described by Balfour as "the questionable anterior roots of the Vagus on debatable border ground".

Some of the fibrils in these bundles come from the large latero-ventral group of cells, that from Trigeminus area on is a prominent landmark, but others undoubtedly come from the direction of the anterior commissure. For the present I shall not discuss further their significance or origin nor their bearing upon the question as to whether they are to be regarded as forming a part of the Hypoglossus or are the first of the ventral roots. As Dohrn has suggested they may be designated as occipito-spinal nerves. These bundles pass directly outwards and on reaching

the inner border of the cranial end of the myotome split up, some filaments passing dorsally, others ventrally, but only very occasionally do any seem to penetrate between the nuclei. Beginning with the sections where the ventral roots become prominent several important topographical changes are noticeable. In the first place the fibril bundles which might possibly be said to belong to the Vagus have diminished greatly in numbers so that only a few straggling filaments remain to mark their point of exit from the cord. The second striking feature is the corresponding decrease in the number of neurofibrils connected with the prominent latero-ventral group of cells to which reference has frequently been made. The comparatively few fibrils which still continue to leave the medulla at the spot corresponding to the exit of the true Vagus roots are now directed obliquely dorsal, instead of bending sharply and passing outwards at right angles to the medulla, as was the case in the sections through the areas lying above or in front of this this plane. Probably these filaments belong to the Vagus and are not the dorsal roots of spinal nerves. Gradually as the cranial portions of the spinal ganglia come into the field the contrast between the ventral horns with their countless fibrils and the dorsal part of th cord containing scarcely a single fibril is very great. Within the cranial portions of the spinal ganglia it is still impossible to detect the presence of any neurofibrils but as one passes caudally these gradually augment in number as the accumulation of cells increases, until the total number of fibril bundles contained in these structures may be said roughly to equal those in the ventral roots. The spinal ganglia bundles form with those from the ventral roots a plexus just in front of the ganglia, from which point one may follow the fibrils creeping along the inner border of the myotome almost to its ventral end. There is a marked disproportion in number between those in the ventral as compared with the few that leave the dorsal part of the ganglia.

An exceedingly important point is in reference to the number of fibrils passing to the myotome. These are generally finer filaments given off from the main trunk of the Ramus nervi spinalis ventralis, which bend sharply at right angles as they approach the inner surface of the myotome, where, at this stage, they generally end abruptly, and only in rare instances, in cross sections, are they seen to penetrate among the nuclei. The entire volume of the ventral roots is apparently proportional to the development of the

myotome. Where this latter structure is in a more advanced stage of differentiation there the number of fibrils forming the bundles is the greatest. This proportionate relationship becomes very apparent as we pass caudally; practically to the end of the cord neurofibrils may be seen, but they diminish greatly in number as the myotome becomes of less structural as well as functional importance.

As would be expected the Sympathetic does not yet exist as a differentiated system, but in certain localities there are connections between cells that may represent undifferentiated tracts.

In considering the development of the nervous system and the relation it bears to the primitive movements of the embryo it is important to refer briefly to the conditions present at this period in the myotome. The nuclei in cross sections are relatively small, many are still round, and only a comparatively few have an oblong shape. The boundaries between cells in the great majority of instances are very indistinctly outlined, and in many places a fusion between the processes has apparently taken place giving rise to a definite syncytium corresponding to the description given by Godlewsky, Marceau and others, as characteristic of the early stages in the development of the skeletal muscles in Vertebrates. The place where the first neurofibrils from the ventral root bundles begin to creep along the inner surface of the myotome is a particularly favorable spot to study the syncytium or plasmodium formed by the fusion of the myoblastic cells. At this stage there is no evidence obtained from the study of cross sections of the existence of myofibrils. The structure of the myotome may be said to consist as yet merely in cells with variously shaped nuclei, and at the different points of fusion of an intervening mass of protoplasm.

In frontal sections the conditions are more easily studied. The elongated nuclei of the myoblast are easily recognisable, each containing two or more deeply stained nucleoli. Where the connections between the myomeres occur, longitudinally arranged faintly stained filaments may be made out that may possibly be primitve myofibrils.

In contrast to the arrangement of the fibrils noted in studying transverse sections I have observed that the neurofibrils in the preparations cut longitudinally frequently pass into the myotome, but no definite ending can be made out.

Passing to the stage represented by a *Torpedo* embryo of 14 mm. in length very great changes are noted. Within the brain and medulla the number of fibrils has very greatly increased. As a rule deeply stained bundles skirt the outer edge of the sections through the central nervous system, forming long commissural tracts, not only between the two halves of the medulla, but between the cranial nerves of the opposite side. Only in exceptionable cases do fibrils seem to bring the cells in the deeper layers or along the central canal into connection with those in the outer layers. That the differentiation into fibrils takes place much more rapidly in the external zones of the central nervous system than it does towards the median line is a very striking fact. In the more frontal portions of the central nervous system the differentiation has scarcely begun. A few scattered neurofibrils in the outer zone are practically the only evidences that indicate the beginning of this process; a condition in marked contrast to the progress already made in the medulla.

When we study the individual cranial nerves we are at once struck by the rapidity with which the process of differentiation has progressed. The Ophthalmicus profundus, ending free in the mesochyme, in the sections in front of the plane of the eye stands out very sharply as it contains numerous bundles of deeply stained fibrils which may be traced with ease, as the nerve arches back of the eye, into the mesocephalic ganglion (Ciliary ganglion). This latter structure is a very prominent feature and although it contains many neurofibrils and is in close contact for several sections with the so-called Ciliary field no fibrils are seen to enter this epithelial thickening. I also failed to detect any fibrils in the Ramus dorsalis ganglii mesocephalici. Although it is an easy matter to make out that undifferentiated strands of protoplasm connect the Ciliary field and ganglion I have not been able to discover that any differentiation into neurofibrils takes place in this tract in *Torpedo*. Dr. R. Gast has called my attention to the fact that in sections of *Mustelus* stained by the same method this connecting tract between the Ciliary ganglion and periphery is well differentiated into neurofibrils even at the early stage represented by embryos of 7,5 mm. in length. In the plane just in front of the point where the Ganglion trigemini comes into the field a bundle of deeply stained fibrils becomes visible in the epidermal thickening in the region supplied by the Superficial ophthalmic, and is an important object in the area through

all the sections in which the Trigeminus ganglion appears. The fibrils entering the periphery to form this nerve lie in the same plane as does the upper portion of the Facial ganglion. Both the Trigeminus and Acustico-facial ganglia now contain countless fibrils. The connections with the ventro-lateral group of cells in both instances have, as compared with the earlier stages, been greatly re-enforced. In the Facial nuclei, more markedly than in the case of the Trigeminus, the differentiation of both cells and fibrils has extended inwards from the periphery towards the central canal, and many of these elements are surrounded by a diffuse neuroreticulum. Beginning with the more caudally situated portions of the medullary centre of the Trigeminus the number of neurofibrils appearing in the dorsal part of the medulla, as well as those fringing the whole of the outer border of the lateral zone increases rapidly, while the neurofibrillation taking place about two groups of cells in the marginal veil zone, dorsal to the prominent ventro-lateral group, has already become a prominent characteristic of sections through this area. Both the Ramus mandibularis as well as Ramus maxillaris are very well supplied with fibrils. In each of these nerves, although the neurofibrils may readily be found in contact with the inner epithelial layer, they do not seem to penetrate it at this stage. Thick bundles of fibrils enter the Acustico-facial ganglion from all the lateral parts of the medulla. Those coming from the extreme ventral or dorsal areas bend sharply at their point of exit as they pass into the ganglionic mass.

The Buccal branch of the Facial may be seen in close contact with the medulla sending off many fibrils which creep in between the epidermal nuclei, sometimes ending abruptly just before they reach the most external layer of cells, while others in the deeper layers frequently unite to form a definite network. The Ramus hyoideus with its two branches post- and praetrematicus is easily recognizable, its neurofibrils at this period still seem to end quite free in the mesenchyme. The Acustic branch from the ganglion has already attained considerable proportions and filaments from it may already be detected penetrating the wall of the ear. The manner in which these auditory fibrils end does not differ in any particular from that observed in connection with the terminations in the epidermis of the other nerves already described. I have not been able to satisfy myself that the Ramus posttrematicus is, as GUTHKE affirms, so free from nuclei as to make this condition more or less of a

prominent characteristic of the development of the nerve. In this respect it does not differ essentially from a number of other nerves, for at several points in its course one may see elongated nuclei lying close to the nerve although there are one or two stretches where it lies quite free in the mesenchymatous tissue.

In the Glossopharyngeal the process of neurofibrillation has made considerable advance as compared with the earlier stage. Many bundles unite the ganglion with the medulla and the individual branches are well differentiated. The post- and praetrematic branches contain, on a rough estimate, about an equal number of fibrils.

When the Vagus appears in the field of the cross-sections the arrangement of fibrils within the medulla is practically identical with that of the Glossopharyngeal area. In both cases the large ventro-lateral group of cells is surrounded by many fibrils uniting to form bundles and entering the ganglia as roots. The total number of such bundles coming from the dorsal part of the medulla is markedly diminished as compared with the Trigeminus and Facial centres. In the Vagus at this period, in contrast to the Glossopharyngeal, neurofibrils may be detected at practically all the points where the former nerve is in contact with the epidermal thickening. This fact has an important bearing upon the development of the lateral-line organs. All branches of the Vagus including the Ramus intestinalis are richly supplied with neurofibrils but only in rare instances do they enter the organs which they ultimately supply.

The Spinal nerves are in an advanced stage of neurofibrillation, both ventral and dorsal roots are very prominent in the field as well as the plexus formed by their union, just ventral to the spinal ganglia. From this plexus a large recurrent branch is given off which supplies the dorsal part of the myotome. The ventral branch follows the inner bord of the myotome almost to its ventral end. In its course it gives off comparatively few branches, and the majority of these enter the myotome. The communicating branches with the collection of cells forming the sympathetic are well developed, the bundles of fibrils frequently split up forming a network about the cells so that frequently in the plane of one section several cells united by a common network may be made out. The cell-clumps and the neurofibrils forming the sympathetic ganglia are already separated by quite an interval from the ventral branches of the spinal nerves. At the outer edge of these ganglia close to the inner border of the

large bundle forming the ventral branch of the spinal nerves one frequently sees fibrils coming from the Sympathetic, dividing to form a T-shaped branch, one arm of which runs dorsally parallel to the spinal nerves, while the other is continued ventrally. An interesting fact is that the size of these filaments is the same as that of the main trunk. Their destination is not known. Only in rare instances may filaments be detected approaching the various organs which are supplied by the Sympathetic. In the present paper no attempt will be made to discuss in detail the various points connected with the development of the Sympathetic except to refer to the impression gained by the careful study of a large number of sections as not being antagonistic to the view that parts of the Sympathetic may even at this period be functionally active. It is however very apparent that from a morphological standpoint the development of this system has proceeded more rapidly than investigators have hitherto believed to be the case.

b) Histological Studies.

So much has been written concerning the earliest stages of the development of the nervous system, that there is no occasion for repeating what has already been said upon this subject. The appearances of the nervous system prior to the period represented by Selachian embryos of 4,5 mm. in length will therefore not be described. The details of the method used in preparing the material for study are given in Section 3.

The following conditions were observed in a series of sections taken from a *Pristiurus* embryo of 5 mm. in length in which it had been noted that the heart beat rhythmically but slowly, at the rate of 19 or 20 to the minute while passive lateral movements of the head and tail, the result of the abrupt jerky contractions of the body, so eminently characteristic of this stage of the development, were also present.

In the transverse sections of the spinal cord most of the nuclei were elongated and oval of from 10μ—12μ in length and 3μ—7μ in breadth, while a few only were circular. Some of the nuclei in the inner cell layer had begun to stain deeper than others and, as becomes evident later on this fact marks the beginning differentiation of the spongioblasts. Except in the species where the large cells of Beard begin to make their appearance no other distinguishing

characteristics yet mark the process of cell differentiation within the cord. The germinative cells of His are, as recent investigations have shown, to be regarded simply as mitotic cells.

In the region of the ventral roots there is a marked bulging forward of the protoplasm and in many sections a "bridge" about 4μ—5μ in width similar to those shown by Kerr to exist in *Lepidosiren* (On some Points in the Early Development of Motor Nerve Trunks and Myotomes in *Lepidosiren paradoxa*. in: Trans. R. Soc. Edinburgh Vol. 41 1904) may be seen spanning the distance between the edge of the medullary substance and the inner border of myotome. One of these bridges is shown in Plate 23 Fig. 1. The structure of the protoplasm of which these strands are composed seems to be similar in all respects to that forming the general matrix and does not at any point, except at the places to be described later on, present evidence of a fibrillar structure. Less frequently strands of protoplasm are seen in other localities, as for example at the point where later in the development of the embryo processes of giant ganglion cells (Beard) emerge from the cord, or where the matrix surrounding the cells of the ganglionic masses is in contact with the periphery. Any attempt to determine the moment when these bridges appear and the manner in which they are formed necessitates the consideration of questions of fundamental importance.

Are these structures the product of a single cell or do several elements contribute protoplasm to span the interval between two given points as widely separated as the periphery and cord? Hensen's idea that these bridges are originally thrown across from one cell to another and then as the embryo grows these threads are pulled out to many times their original length, is an exceedingly ingenious and suggestive hypothesis but has not yet been proved. There cannot be any ground however for doubting the existence of these structures. The debatable point is merely in regard to the manner in which they are formed.

Neal (The Development of the Ventral Nerves in Selachii. in: Mark Annivers. Vol. New York 1904), in an interesting paper on the development of the ventral nerves in Selachians, says that he had been unable in any of his sections to show the existence of a protoplasmic connection "even of the most attenuated kind between the somite and the neural tube before the first neuraxon makes its exit from the neural tube". At first it was difficult for me to re-

concile this statement with the results of my own observations, as well as those of other investigators who have repeatedly observed these bridges in Selachians. At the time when NEAL's investigations were conducted there was no method of staining which was capable of differentiating the component parts of the neuraxon, and it is not at all improbable that the structure which he had reason to believe was the growing end of a neuroblast was only an undifferentiated protoplasmic band or bridge. In the second place the method of fixation undoubtedly has something to do with the failure to detect the existence of these structures, which are much more easily demonstrable in sections fixed in corrosive-acetic or neutral formol, than they are in solutions containing picric acid. For the reasons mentioned the structures represented by NEAL as neuraxons cannot be accepted as such without further proof. Probably the long processes depicted by this investigator as being projected from medullary cells are in reality made up of two components: a short process and the long undifferentiated protoplasmic strand or bridge with which it is apparently fused so as to give, in specimens stained by certain methods, the appearance of a single long process. In Plate 23 Fig. 1 one of these bridges is represented, the proximal side of which has fused with the matrix of the cord while the distal is united with that of the myotome.

A similar condition is also depicted in Fig. 2. At later stages one may find connections present between the cord and group of cells, which eventually form the spinal ganglia, and between the latter and the periphery. Further there is abundant opportunity to study these plasmodesmata (HELD) in the region of the Cranial nerves, where undifferentiated links of protoplasm frequently unite the existing ganglionic masses either with the central nervous system or with the periphery. In the case of the Oculomotorius and Trochlearis the existence of these bridges is very problematic.

A number of investigators have already directed attention to the presence of these primitive protoplasmic bands in connection with the anterior nerve roots. In 1888 DOHRN, in describing the origin of the ventral roots in Selachians said that the first appearance of these structures was characterized by the extrusion of a homogeneous structureless protoplasmic effusion from the spinal cord. Among more recent observers it is only necessary to quote FRORIEP (Verh. Anat. Ges. 18. Vers. 1904 pag. 12) as reaffirming the existence of these structureless homogeneous bands uniting the cord and sur-

rounding tissues, but few will be ready to admit with him that in all cases it is possible to determine with accuracy the individual connection of these protoplasmic spans with the intra-medullary cells.

The view recently expressed by HELD (Verh. Anat. Ges. 20. Vers. 1906 pag. 185—202) to the effect that at the time when the first motor and sensory nerve roots become visible these plasma bridges already form such an intricate and extensive network as to baffle any attempt at this comparatively late period in development of determining the cells from which they originally sprang is more in accord with the results of the present series of observations. Five possible sources of origin have been assigned to these structures: 1) the cells of the neural canal; 2) those of the myotome; 3) both of these groups have been said to take part in their formation; 4) the cells of the mesenchyme and 5) those of the chorda. Although HELD seems to think that the latter may contribute material for their formation, I have seen no evidence which would seem to support this view. Unfortunately it is impossible to pick out the individual cells which actually take part in the formation of these bridges so that the whole question is still open for further investigation. There are a number of reasons why it seems probable that these structures are sometimes of poly- and not of mono-cellular origin. There is no direct ocular evidence that only one cell is immediately concerned in their production, while in many sections, in the areas to be described the protoplasmic extrusions seem to be so extensive that the idea of considering them to be the products of a single cell is scarcely tenable.

In the section from which the drawing represented in Figure 3, Plate 23, was made it at once becomes apparent that the dimensions of the bridge have attained such magnitude, particularly in breadth, as to render it unlikely that this mass has during its development been thrown out from a single cell. There are two paths within the cord which I have closely studied, with the object of determining if possible the exact boundaries of the cells and the relation they bear to the surrounding matrix. The first is the triangle, already described as forming the base of the span that extends from the point of emergence of the ventral roots to the myotome, and the second is the rim surrounding the central canal which at certain stages and localities contains few if any nuclei. In both places it is impossible to determine with accuracy the exact cells

which eject sufficient plasma not only to form, but to supply material in large enough quantity to permit of the growth of this portion of the matrix. A third example of the extreme difficulty of defining the cell boundaries is observed in connection with the development of the lateral line where neurofibrils appear at a very early date and where the bonds between the ganglion and rudimentary sense organs are so complex and numerous that there are countless paths which the fibrils may follow as soon as they once begin to be laid down. This whole question, connected with the origin and growth of these bridges, is so involved that certain phases of it deserve far more attention than they have yet received.

In passing a word of caution may be introduced in regard to the possibility which exists of mistaking these bridges or strands for the processes of neuroblasts. If sections are stained by methods which are incapable of differentiating the fibrils from the surrounding protoplasm, then it is quite impossible to say with any degree of accuracy whether the process of a given cell is or is not a true nerve. In the very interesting report of Harrison upon his experiments on the development of the peripheral nerves, he says that in one instance, after transplantation of the ganglionic crest with the cord, sheathless nerve fibres ran freely through the peritoneal cavity. As all true nerves are now known to contain neurofibrils it seems to me inadvisable to refer to any long process as a nerve, until by the use of a differential stain one has determined whether the so-called nerve is anything more than the undifferentiated protoplasm thrown out from a cell. I am very far, however, from denying that a nerve cell may not under certain circumstances throw out a process of very considerable length, and in fact there seems to me to be evidence that such a condition does exist in the place that corresponds to what Held calls the primary nuclear free stretch of the nerve. The greatest caution should be observed in assuming that mere length of process, without positive knowledge regarding the nature of the structures contained in it, is in any sense to be considered a criterion as to whether a cellular prolongation is or is not to be called a nerve. Even admitting that there is some justification from a physiological standpoint in referring to an undifferentiated tract of protoplasm as a nerve, it will be seen that the term if used in this broad sense would give rise to endless confusion, and it would at once become necessary to define its application in each individual case.

It is not difficult to find outside of the nervous system conditions that are analogous to those occurring within the neural canal. In studying the histogenesis of the retina, WEYSE & BURGESS (Amer. Natural. Vol. 40 1906) have called attention to the peculiar manner in which the reticular layers are formed from the cytoplasm without any extrusion of nuclear substance, while the rods and cones seem to develope from threads extending between the pigment layer and the external limiting membrane.

In the development of the skeletal as well as cardiac muscles a fusion of the cells quite analogous to that observed in the nervous system has been described by GODLEWSKI (Arch. Mikr. Anat. 60. Bd. 1902 pag. 111) whose results have in the main been recently confirmed by MARCEAU (Ann. Sc. N. [8] Tome 19 1904). On account of this remarkable similarity of the two processes it is worth while recalling GODLEWSKI's account of the changes as they occur in the myotome. Referring to the disposition of the cells in the more cranially situated portions of the myotome in a rabbit embryo of 11 days, he says, that in this region the cell boundaries tend gradually to become more and more indistinct. A cell syncytium is formed, which increases in extent not as in the ordinary manner by the growth of the cell body, nor by nuclear division, but by the fusion of cells possessing similar structural characteristics.

It is not my purpose in the present paper to attempt to describe more in detail the various points where a so-called syncytium or extrusion of protoplasm is formed, but merely to direct attention to the importance of studying the origin and development of these protoplasmic effusions on account of the relation they bear to the subsequent fully differentiated tracts for the conduction of nervous impulses. After studying carefully sections fixed and stained by a great variety of methods, I am satisfied that these apparent extrusions, quite free from nuclei, cannot be the result of an imperfect technique. This was the idea which suggested itself to my mind when these areas first attracted my attention ten years ago in studying the histogenesis of the cerebral cortex in the pig. At that time the true significance of this condition was overlooked and these apparent early connections between the cells were considered to be mere artefacts and, consequently, were studied very superficially. The importance of the subject was again presented in a very striking manner when it was noticed that, at the time the first physiological reactions for external stimulation began to appear in the

embryo, many points of contact between the periphery and central nervous system were already distinctly outlined by these undifferentiated tracts. To HENSEN undoubtedly belongs the credit for having years ago called attention to the importance of these connections, and recently this investigator has repeated and amplified his original descriptions (Die Entwicklungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugethiere, Kiel u. Leipzig 1903). KERR, as already indicated, has confirmed some of these observations in *Lepidosiren*. The very decided view expressed by HENSEN however against the possibility of connections existing between nerve and connective tissue cells does not seem to be justifiable particularly for the later stages in the development of the embryo. The question is still an open one, for at the time when the mesenchyme begins to creep in between the myotome and neural canal it is extremely difficult to determine the relations between the intruding tissue and the established connections that have bridged the interval between the two structures. At various points, at more advanced stages, one gets the impression from the manner in which mesenchymatous cells cluster about the primary bridges or plasmodesmata that the possibility of material being thrown out from the former to supply the substance necessary for the expansion and development of the latter, may be a possibility. KERR has described the manner in which the protoplasmic mass forming the rudimentary nerve spreads out over the inner surface of the myotome and admits the possibility of its covering the whole of the inner surface. I have frequently observed a similar condition but it has been practically impossible to determine accurately the cells from which this mass may be ejected. This fact alone should justify extreme caution in expressing a definite opinion as to the number or identity of the elements concerned in its production. Even if it should be proven that the primary bond of union between myotome and cord is the product of a single cell, this does not in the least preclude the possibility of other cells contributing material to permit of its expansion and growth along the inner surface of the myotome. Prior to the appearance of the neurofibrils the nuclei within the cord are very sharply outlined but here also it is quite impossible to determine the limits of the cell boundaries. The whole mass seems to be welded together by the intervening strands of protoplasm which are continuous, not only with the substance forming the neural base of the bridge at the point of exit of the ventral roots, but also with the material enter-

ing the latter and the narrow band (marginal veil) along the outer edge of the cord. The inter-nuclear strands are also apparently united along the margin of the central canal by a band whose varying width depends upon the proximity of the nuclei to the canal. The matrix in all parts seems either to be homogeneous and finely granular, or in preparations fixed in sublimate-acetic and stained by hæmatoxylin-eosin, to be very faintly fibrillar, giving the appearance indicated by HENSEN (Die Entwicklungsmechanik etc., Fig. 58 a and 58 b) as well as other observers. At present no attempt will be made to decide which one of these two structural forms represents the true characteristics of the matrix. This primitive fibrillation has apparently no connection with the development of the neurofibrils. The very faint primary striation is observed at the point where the true neurofibrils develope as well as between the nuclei surrounding the central canal and only in very rare instances has even a suggestion of this form of structure been found in the bridges. The primitive neurofibrils are coarse, deeply stained structures appearing primarily in a locality where more than in any other place the ground substance, even after sublimate fixation, seems to be granular in character, while the more delicate and attenuated filaments only become visible at later stages. (Compare Figs. 1, 2, 3, 7, 9 with 11, Plate 23 and with Fig. 22, Plate 25.)

In embryos of from 5 mm. to 5,5 mm. a change has taken place, and either within the myotome or the substance of the bridges connected with the ventral roots, coarse deeply stained, slightly tortuous fibrils begin to appear. These vary in length from 5 μ to 15 μ and lie quite free in the surrounding protoplasm. In sections which have been carefully differentiated it is impossible to show that they are connected with any cell. The apparent independence of these primitive neurofibrils in the ventral roots from cells is one of their distinguishing characteristics, but in the large cells of BEARD a different arrangement exists. There the fibrils appear in the apical process of the cell close to its nucleus (compare Fig. 2 with Fig. 12, Plate 23). Unfortunately at present, one cannot speak with any degree of certainty regarding the exact relation of the primitive fibrils in the ventral root area to the adjacent nuclei as there is no method of fixing and staining material which gives both a sharp delineation of cell boundaries and a clear picture of the neurofibrils. If sections of the cord of Selachian embryos of from 4 mm.—5 mm. in length, fixed and stained by any of the me-

thods most favorable for the determination of cell boundaries, be carefully studied, it is apparent that in certain areas, particulary at the point where the ventral roots develope, there are undifferentiated portions of protoplasm. The same is true of the marginal tract (Randschleier). The affirmation frequently made that these areas are completely filled up by the processes of neuroblasts, with the addition of the intermediate supporting tissue derived from spongioblasts, lacks confirmation. There is no evidence that at this period any of the products of these latter elements have yet reached even the inner border of the group of neuroblasts lying in the antero-lateral region of the cord.

The description of the intimate connections so far reported to exist between the primary ventral root fibrils and cells cannot be said to be convincing, and they are demonstrable only in those instances where the methods of fixation and staining fail to differentiate sharply between the protoplasm extruded from a cell to form a process and the neurofibrils. The sections where these apparent connections are most clearly shown are those in which silver is precipitated in comparatively large quantities and where only a slight differentiation of the tissues, even under the most favorable conditions, is possible. Such a method for example is the one recently employed by Ramón y Cajal. A careful comparative study of the results obtained by the use of this method and the one described in Section 3 shows that the differentiation of the tissue obtained by the latter is far greater than by the former. The excessive shrinkage that occurs when the former is used is an additional drawback in studying the finer structure of the nervous system.

The precipitation of silver taking place at the ends of the neuraxone in preparations stained by Ramón y Cajal, and described by this investigator as bulbous ends (Wachsthumskeule) are clearly artefacts, and show the unreliability of his method when used as a means for studying the histology of the nervous system. The swollen ends of the processes represented in the illustrations accompanying his latest contribution (Anat. Anz. 30. Bd. pag. 113—144 1907 Fig. 11 [*c*] and Fig. 12) are obviously artificial products. Within the processes the individual fibrils are glued together by the excessive deposit of silver, while the distal ends are surrounded or encapsulated by an imperfectly stained coating of protoplasm in which they are embedded. The apparent independence of the neurofibrils is well shown in my Fig. 7, Plate 23.

In Fig. 3, Plate 23 it may very readily be seen that the fibrils lying in the apex of the neuroblast (*a*) are distinctly differentiated from the envelope of protoplasm which forms the process. No such envelope surrounds the fibrils lying within the bridge (*c*). By studying the sections in front of and behind the plane of section, represented in this drawing, it becomes obvious that the bundle of fibrils whose thicker ends rests at the point (*c*) in the bridge is not connected with those in the cell (*a*). In imperfectly differentiated specimens artificial links are frequently formed by the silver deposit between the ends of two such bundles which histologically are quite distinct, and in this way silhouettes of cells with elongated processes are often obtained.

Ramón y Cajal first called attention to the development of the primitive neurofibrils at some distance from the cells with which they were supposed to be connected and, as a possible explanation of the phenomenon he suggested that as the parts of the protoplasm furthest from the nucleus were the oldest, therefore they were the first to be differentiated. Naturally the correctness of the inference depends upon the proof that the fibrils observed are definitely connected with individual cells. Methods capable of differentiating the tissues and not giving merely silhouettes, the result of deposition of silver, have so far failed to show the existence of these links. If however in spite of this fact the suggestion is made that the primary fibrils, lying for example in the myotome in embryos of 5 mm. in length, are merely the terminal portions of processes belonging to intramedullary cells, then the difficulty arises of explaining how it is that these fibrils lie in a territory into which the processes have not yet penetrated. If the affirmation is made that these fibrils, lying at a considerable distance from the ventral horns, are in reality connected with the unstained intramedullary tracts I am not prepared to definitely accept nor to deny the validity of the objection.

Should incontrovertible evidence be furnished demonstrating the continuity between the medullary cell processes and these extramedullary fibrils it would not materially conflict with any of the other facts observed. It is necessary to remember however, that no reliable method of staining has yet been employed that is capable of demonstrating the presence of processes in the vicinity of the distal ends of these primitive filaments.

In Fig. 5, Plate 23 the degree of differentiation that exists between the fibrils and the protoplasm of the processes is represented.

Occasionally one notices a cell within the cord throwing out a process which tapers rapidly as it approaches the base of the bridge, and either before or soon after entering this structure loses its identity in the surrounding mass of protoplasm. In a later stage, represented by *Torpedo* embryos of 7 mm. in length, the relation of the fibrils to the cell processes and nuclei may be studied to advantage. A representation of these relations is given in Fig. 5. Two nuclei are visible with very faintly stained processes (*b*) and (*d*) which may be followed in the direction of the ventral roots (*c*). A small connecting branch (*e*) seems to unite the fibrils in one process with those in another. An important point to be noted is that no process distinct from the surrounding matrix can be distinguished at the inner pole of the nuclei. The thin tapering spiral processes capping the nucleus and running in the direction of the ventral roots are the only definite outlines indicating cell boundaries that exist in these sections. At (*a*) is a single fibril which has crept past the nucleus and entered the field where cell boundaries, if they exist, are indistinguishable. In Fig. 8 of the same Plate these conditions are even clearer, although the embryo from which the sections were prepared was only 6 mm. long. This difference in the length serves to emphasize the fact that the period marking the beginning of neurofibrillation as well as the rate at which it proceeds varies considerably even in embryos of the same species.

At (*c*) in Fig. 8 delicate fibrils may be seen lying either upon or at the side of the nucleus, while at (*D*) two coarse and several finer fibrils contained in the common envelope (*N*) diverge from the others, passing in the direction of the two nuclei at the extreme right in the drawing, to skirt the edge of the cord. Again (*b'*) two fibrils running quite parallel to each other are represented passing a nucleus in the outer layer and continuing their course as far as one in the second row.

In Fig. 9, Plate 23 there is a drawing representing a section of the cord with the ventral roots in one of the early stages of *Lacerta muralis*. The intense staining of the fibrils and the fact that they are of a more uniform thickness and generally coarser than is the case in Selachians is a prominent characteristic. These structural variations in different species deserve closer study than has yet been given to them.

The neurofibrils within the bridges and the triangular area in the cord begin to multiply quite rapidly (Figs. 8 and 9, Plate 23) and at the same time single fibrils or bundles begin to appear in

the outer zone or marginal veil. At a very early period commissural bundles already connect both sides of the cord. Not infrequently single coarse fibrils, forming a very striking element in the field, sweep in a long curve from the triangular area at the base of the motor roots on one side across the ventral commissure and then bend inwards until they have reached the inner layer of cells. The probable significance of these structures will be referred to later on.

At the points at which neurofibrillation precedes most rapidly, namely within the ventral root bridges and the triangular area so often described, the process spreads inwards in the direction of the central canal. The single coarse fibrils already described split up at their distal ends into fine brush-like arrangements well shown at (*c*) and (*b*) in Fig. 8, Plate 23. The multiplication of fibrils by longitudinal division, a process similar to that described by Heidenhain, Apáthy, Maurer and others, may be observed in this area. The coarser and thicker bundles of neurofibrils are characteristic of these earlier stages of development. Later on the process of longitudinal division which occurs splits these strands up into finer filaments. The contrast in this respect between the early and later stages is well shown by comparing Figs. 3 and 7 with 11, Plate 23.

If the attention is directed to the process of differentiation in other parts of the cord, it will be seen that a few large deeply stained nuclei are met with lying along the central canal with processes extending towards the outer cell layers but never showing any evidence of fibrillation. These structures are undoubtedly spongioblasts and may readily be distinguished from all other elements. The outer end of the process sometimes bifurcates forming a V- or T-shaped branch, but as the faintly stained terminal filaments are soon lost in the surrounding mass of protoplasm it is impossible to speak with any certainty regarding their ultimate fate.

All my observations upon the earlier stages of the development of the spinal cord in Selachians seem to point, as already indicated, to the existence of a close union between the cells probably by means of protoplasmic bonds, or, as Held has called them, plasmodesmata. This is the view originally promulgated by Paladino (1894) and apparently confirmed by C. Desta (Riv. Sperim. Freniatria Vol. 30 1904) and by R. Varela de la Iglesia (Contribución al estudio de la médula espinal, Madrid 1904). It is impossible to say, whether the links between individual cells are formed by separate bridges, or whether there is a common matrix composed of material

ejected from the cells. In Fig. 4, Plate 23 the union between neuroblasts and spongioblasts is clearly shown in a drawing made from the section of a spinal cord of *Scyllium canicula*, length 6 mm. At the edge of the central canal (*c. c.*) is a large deeply stained nucleus, not containing any nucleolus, whose surface near the circumference shows a faint coarse mesh-like structure. Two distinct fibrils pass outward from the outer end of the nucleus to become united into a common strand at *p*. When this point is studied carefully with the aid of the Zeiss Apochrom obj. 2 mm and Compens. Oc. 18 there cannot exist any doubt in the mind of the observer that this nucleus is directly connected with the network of neurofibrils belonging to the large cell of Beard represented in the figure and whose nucleus lies just dorsal to the central canal. A second bundle of fibrils (p^3) runs in the direction of the nucleus of the spongioblast but ends abruptly before reaching it. A bundle of fibrils (p^1) the continuation of the fibril *p* marks the inner edge of the fine network connected with the cell of Beard. All the intervening inter-nuclear substance is faintly tinged with eosin but does not show any evidence of fibrillation. The long coarse filaments already referred to, which are seen to pass from the ventral roots on one side through the anterior commissure and then to bend in towards the central canal, where they end, either in a network that surrounds the nuclei in the inner cell layer or spread out over the protoplasm bordering the central canal may possibly be the processes of neuroblasts. On account of the difficulty in following the course of these structures as well as in determining the limits of cell boundaries the question cannot be definitely decided. As development proceeds the connections between neuroblasts and spongioblasts, at least the forms represented in Fig. 4, disappear. Generally when the Selachian embryos have attained a length of 7 mm. or 8 mm. many of the fibrils in and near the ventral roots have split up, forming attenuated filaments at the same time that differentiation is proceeding more rapidly in the inner layer of the cord. The fibrils which at first were not united by lateral connections, now begin to form a definite network, generally most marked over the apical processes of the cells in the regions of the ventral horns. After comparing the figures 1—5 in Held's paper, as well as this writer's description with my own results there seemed at first to be considerable discrepancy between us in regard to the arrangement of the primary fibrils within the cell body. Held's

preparations undoubtedly convey the impression that from the very beginning the fibrils are arranged in the shape of nets, while in my sections (compare Figs. 3, 5, 8, 9, 12, Plate 23) the first are nearly always parallel without any cross connections. (The cell represented in Fig. 6 is a much later stage than those where the fibrils are parallel.) One explanation for these apparent discrepancies is that the method employed by me seems to be capable of staining the fibrils at a period antecedent to that represented by Held. The longitudinal arrangement of the primitive fibrils is well shown for example in Figure 9 at the points indicated by the letter *f*. In preparations where the differentiation is not well marked and the sections are more than 5 μ in thickness it may sometimes be difficult to recognize this primary longitudinal arrangement, as short sections of fibrils lying in quite another plane may be superimposed on each other so as to give the appearance of a network. The relative value of the method described in Section 3 as compared with that of Ramón y Cajal in differentiating the neurofibrils may be seen when applied to the study of the processes of the ventral horn cells. It is not difficult to show that the coarse bundles are made up of fine fibrils, while the arrangement in the cell processes as represented in Figure 8 of Held is probably the result of an imperfect differentiation, by which individual fibrils are glued together by the excessive silver deposit.

Prior to the period when nets appear in the ventral horns the cells of Beard in the posterior columns have passed rapidly in their development from the stage represented in Fig. 12, Plate 23, to that shown in Figs. 4 und 14 of the same Plate or Fig. 15, Plate 24. In the one instance there are only a few fine fibrils lying parallel to each other within the apical processes, while in the others there is a diffuse network extending over the processes, nucleus and body of the cells and in two of the figures they are shown to form an intimate union between two cells lying on opposite sides of the dorsal commissure.

The importance of the sections represented respectively in Fig. 14, Plate 23 and Fig. 15, Plate 24 is very great, because these two preparations seem to me, as well as to the others who have studied them, to demonstrate conclusively that definite and very distinct connections exist between the neurofibrils in one neuroblast with those in another. It is comparatively easy in sections stained by the method I have employed to find many cells where the general arrangement and distribution of the fibrils seems to indicate

the probability of the passage of these structures from one cell to another, but it is extremely difficult to find two nuclei with their neuroplasm lying in the same plane, so that the continuity may, without doubt, be established. In Fig. 14 it may be seen very clearly that the continuity between the two cells is established by a network made up of coarse and fine strands, and a similar arrangement is noted in Fig. 15. The network in Fig. 14 is seen to extend laterally, partially covering a third nucleus at the dorsal margin of the central canal. Numbers of small black granules are visible at the various points of junction formed by the meshes of the network, and these represent probably the cross sections of fibrils running at right angles to the plane of section. Careful study, with the aid of high power lenses and brilliant illumination demonstrates, that the fine and coarse strands in the reticulum unite so as to form a single net, and are not two distinct structures. This network or neurospongium is absolutely distinct from the coarse faintly stained structure sometimes seen with in the spongioblasts. At these early periods in the development of the embryo a network of this character is only found at the point where the differentiation of the neuroblasts proceeds with the greatest rapidity, and only in or around the cells of this type. The objection that may possibly be entertained by some, to the effect that at least a part of these fibrils are derived from spongioblasts cannot be accepted as valid as there is no evidence in favor of this view. In the large cells of Beard the centre of differentiation of the protoplasm into fibrils seems to be within the cells, but in the case of the ventral root, as already indicated, it is either in the plasmodesmata outside of the cord or just within the outer triangular zone or the narrow marginal rim of protoplasm between the ventral and dorsal roots. In the case of the spongioblasts the differentiation of these cells is in the opposite direction, beginning in the inner row of cells close to the central canal. In well stained sections there cannot exist the slightest difficulty in distinguishing the neurofibrils from the products formed by the spongioblasts. There is no reason for supposing that filaments from the latter, even if they were produced at this time, may creep into the body of the neuroblasts along the arms which occasionally unite these two different types of elements. At the moment when neurofibrillation begins neither the apical processes, bodies nor nuclei of the spongioblasts contain any fibrils, and all the evidence points to the early atrophy and disappearance of these

connecting links. There can be no reasonable ground for doubting then that the network (*a*) in Fig. 14, Plate 23 is an integral part of that uniting the two cells (*b*) and (*c*). If the idea is not abandoned, in spite of the absence of any direct evidence showing that this network (*a*) is the product of spongioblasts, it then becomes necessary to attribute to neuroblasts the double capacity of producing both kinds of fibrils. The manner in which neurofibrillation takes place first in the outer layers of the cord and then works in is well shown in Fig. 10, Plate 23. Capping the round nucleus in the outer layer of cells is a process, containing a number of fibrils which are continued inwards almost to the edge of the canal, where the terminal arrangements become too indistinct to be carefully studied. Fibrils coming from the periphery sometimes seem to form a net within this inner rim of protoplasm which bounds the central canal. I have no further knowledge of the relation of the neuro-reticulum at this point to other structures than the absence of all evidence indicating that it is the product of spongioblasts. The cells of the sympathetic nervous system are also united by the neuro-reticulum. In Fig. 27 I, Plate 25 a bundle of fibrils may be seen splitting up (*a*) into several strands which connect the bodies of the two cells and then unite to form a common bundle (*b*) which runs in the same plane until it finally bifurcates (*c*). The curious manner in which fibrils sometimes encircle the nucleus of cells in the sympathetic is represented in Fig. 27 II. An arrangement of the fibrils similar to that shown in 27 I is reproduced in 27 III.

The figures 7 and 11 of Plate 23 and 22 of Plate 25 afford interesting comparisons. In the first, the deeply stained coarse fibrils contrast sharply with those in the other two figures which represent later stages of development. The fact that the first drawing was made from a section of the cord of *Scyllium canicula*, and the other two from *Torpedo ocellata* and *Lacerta muralis* respectively may practically be disregarded, as the splitting up of the fibrils is common to all species examined by me. In Fig. 22 the exceedingly fine character of the reticulum frequently extending down between the nuclei is apparent. If the whole section of the cord from which this area is taken is studied carefully it at once becomes manifest that fibrillation is definitely limited to the outer cell layers in the vicinity of the ventral roots or to the immediate proximity of nuclei lying in the marginal veil. The circumscribed character of the areas of neurofibrillation is very striking, in connection with

the development of certain of the Cranial nerve nuclei, particularly the large latero-ventral group of cells from which the Acustico-facialis springs. In Fig. 11, Plate 23, there is an arrangement which I have not observed more than once or twice, where the fibrils spread out over the nucleus (*a*). The bundle (*d*) divides into a number of finer branches which spread over the nucleus forming a net with very wide meshes, the filaments again reuniting to form a single bundle (*c*) that is continued in the direction of the central canal. The manner in which the ventral root bundles frequently split up into finer threads, so attenuated that they soon become lost to view in the surrounding structure, is also seen in this same drawing. Any one who doubts the functional importance of the neuro-reticulum, in connection with the conduction of nervous impulses, will find it exceedingly difficult to even suggest an hypothesis which would explain the presence and peculiar distribution of the neuro-reticulum in the ventral roots on the basis that the only purpose it served was to form a scaffolding or supporting substance. As the process of neurofibrillation proceeds in the various areas the protoplasm forming the body and processes of the neuroblasts is still further differentiated from the surrounding matrix. This takes place rapidly in connection with the large cells of BEARD. Frequently, as in the case of the ventral root cells, a triangular area with an attenuated long drawn out point, capping the nucleus is the first definite sign marking the formation of the true neuroblast (Stage 1, Figs. 5, 6, Plate 23). Coincidentally with, or just following the appearance of the first fibrils in this apical part a shorter rather blunt basal process is formed which gives the cell a bipolar appearance (Stage 2, Fig. 9). In sections that have been carefully fixed and stained so as to avoid as far as possible all possible shrinkage the short, rounded, comparatively broad basal projection forms a marked contrast to the slenderer and more pointed prolongation extending from the opposite pole. With slight variations, as far as I am able to judge, all neuroblasts in their development pass through this bipolar stage. It is an extremely difficult task to determine at what point the process of a given neuroblast actually ends. All the evidence so far obtained is in favor of the view that the actual cell processes are often shorter than is generally supposed to be the case.

As the first neurofibrils seem to develope at a point lying beyond the limit of the primitive processes of the neuroblasts they

are at first surrounded simply by the protoplasm out of which they are differentiated, but gradually as they extend become continuous with those lying inside of the cells, which are actually imbedded in the cytoplasm. In what manner it may be asked are the neurofibrils actually differentiated? Do they grow into the neuroblasts as Apáthy believes to be the case, or is their development centrifugal as Held has suggested, so that they grow away from or out of the cells and pass into the bridges, or does a third possibility exist that they are laid down in situ within the protoplasm, and thus their increase in length is the result of a progressive differentiation (etappenweise)? There does not seem to be any direct evidence in favor of the ingrowth theory as first annunciated by Apáthy, so that only the two remaining possibilities have to be considered. Held, on what seems to be purely theoretical reasons, opposes the idea that the fibrils are laid down in situ and grow by the addition at their ends of freshly differentiated material. His objection does not seem to be altogether valid, particularly in the case of the ventral roots where the differentiation in the neuroblasts begins in the apical processes, proceeds towards the opposite pole and is then continued on beyond the apparent limits of the cell in the direction of the central canal. If, with the results of this observation in mind, the attempt is made to explain the development of the fibrils as outgrowths from the neuroblast, the necessity arises of admitting that within the cell is a point from which the process of neurofibrillation spreads in opposite directions: on the one side towards the neuraxon and on the other towards the opposite pole.

By far the easiest solution of the problem seems to be to suppose that the neurofibrils are differentiated in the protoplasm of the cells, and in the plasmodesmata as the result of physiological processes, either purely metabolic in character or initiated by incident stimuli transmitted from the periphery. The outgrowth theory is most difficult of application in regard to the development of the ventral roots, where the whole process of neurofibrillation is so evidently from the external towards the internal layers. In the axons of cells, which may be followed for some distances, fibrils may frequently be detected apparently lengthening as the processes themselves grow. This appearance, however, does not at all preclude the possibility of the differentiation taking place in situ, advancing step by step as the axon increases in length.

As far as one may judge from the study of specimens prepared

by the method the details of which are given in Section 3, the neurofibrillation in the ventral roots always proceeds from the apex towards the base of cell and never in the opposite direction. The apparent outgrowth of fibrils in connection with the cells of BEARD may be explained by the differentiation taking place in situ in the axons as these lengthen. Various theories may be brought forward to explain the manner in which the connections are established between the cells. HELD is of the opinion that the fibrils grow out of one cell and at some intermediate point, not yet determined, fuse with those projected from a second cell. In the majority of instances it seems to me probable that a fusion first takes place between the undifferentiated plasmodesmata connecting the cells and then neurofibrillation follows in these bridges. A strong point in favor of this hypothesis seems to be found in the case of the cells in the ventral horns where, as already pointed out the first fibrils appear at the distal end of the axon. If it is supposed that an actual growth takes place the difficulty of explaining how the fibrils at the same time grow out towards a second cell as well as inwards in the direction of the basal process is again presented.

Even in the case where connections are established between cells lying very far apart, it seems to be not at all improbable that undifferentiated bands of protoplasm at first form a span in which the neurofibrils are secondarily differentiated. How far these bridges are the projected arms of neuroblasts, whether intermediate links are made up of protoplasm ejected from cells of a different type, as well as the determination of the point at which fusion takes place are all questions requiring further study. All reference to the bundles of fibrils which constitute true nerves has been purposely postponed, as it is impossible to understand the way in which they are formed without an accurate knowledge of the successive stages in their development.

In Fig. 20, Plate 24 a well developed branch of the N. ventralis spinalis is shown with many elongated nuclei in close contact with this structure. In Selachians many of the cells, which eventually take part in the formation of the sheath, pass out of the cord by way of the ventral roots, so that HARRISON's well known experiment if repeated would, at least in this species, give different results. Within this particular nerve the longitudinal direction in which the

fibrils run and the absence of cross connections are prominent features.

In conclusion it is worthy of note that when neurofibrils give off collateral branches the calibre of these is apparently the same as that of the main trunk.

c) Summary and Conclusions.

It is exceedingly difficult either to summarize or correlate the results of the observations recorded in this paper as a number of them are so detached that it is impossible to even conjecture what their relative value or signification may be. The possibility also exists that the phraseology employed to describe the physiological events or histological findings may unintentionally accentuate the supposed importance of individual facts.

In general, however, it may be said, that the functional activities of the body represented by the beat of the heart and the primitive movements of ab- and adduction of the body begin at a time when these phenomena may as yet neither be designated as myogenic nor neurogenic in origin. In the case of the heart it may be urged that the movements of this organ, in view of the absence of fully differentiated nerve tracts, are to be regarded as the results of muscular activity quite independent of any form of nervous stimulation. Recent observations, particularly those of MARCEAU, would seem to substantiate this view. One objection however suggests itself which must be answered before "the myogenic theory" (ENGELMANN) may be finally accepted. At the time when the impulses begin to be transmitted, numerous connections between the cells in the heart have already been formed, and it is not at all improbable that impulses may be conducted and even originate in the undifferentiated tracts of protoplasm which exist. An analogous condition is found in the spinal cord, the best example of which may be noted in connection with the development of the ventral roots. Attention has already been directed to the fact that definite movements of ab- and adduction take place when the only possible paths for the conduction of motor impulses are along the undifferentiated strands of protoplasm connecting the myotome and periphery on the one side, and the myotome and cord on the other.

The neurofibrils which ultimately form the ventral root bundles appear first, either in the myotome, in the outer marginal veil of

the cord, close to the exit of the ventral roots or in the span between the cord and myotome. About the same time, or in some cases slightly preceeding it, neurofibrils appear in the processes of the large cells of BEARD close to the nucleus.

The appearance of neurofibrils may generally be considered to be an indication that physiological activity has already actually begun, or will soon begin in the tract in which they have been differentiated.

It seems to be not at all improbable that impulses, centrifugal as well as centripetal in origin, may play an important part in the differentiation of the neurofibrils (neurofibrillation).

The opinion held by a number of investigators that the neurofibrils are to be regarded merely as forming part of the supporting substance in the nerves and nerve cells is apparently not substantiated by the facts. The important bearing they have to function, as indicated by APÁTHY, BETHE and others, seems to be confirmed by the following observations. a) Neurofibrils first appear in the tracts which are the earliest to give evidence of functional activity. b) In the nerves, in well stained specimens, it may be seen that the neurofibrils appear as attenuated delicate structures running longitudinally in the axis cylinder without cross connections. c) Their intimate connection with the neuroblasts, at a time when the spongioblast elements consist only of a small body and an attenuated process which generally bifurcates in or near the outer marginal veil without giving off fibrils of any description. In order to prove that the neuro-reticulum in reality serves the purpose of a supporting structure, it must first be shown that the net is the product of spongioblasts, and of this there is not the slightest evidence. d) The neurofibrillation begins in and about the cells which first become functionally active and spreads from this point as a centre. The ventral horn cells in the cord afford an excellent example of this fact. There the neuroreticulum begins in the outer layers of the cord or in the plasmodesmata and creeps inwards towards the spongioblasts and central canal and never grows in the opposite direction. e) The majority of the bundles of fibrils forming the posterior root fibrils first make their appearance in the spinal ganglia. f) Coarse thick fibrils which eventually split longitudinally are seen at a very early period in the outer marginal veil of the cord. The only cells with which these are connected are those lying within this same zone and possessing all the characteristics of neuroblasts. g) The very re-

markable contrast that is present in the early stages between the rapid and marked degree of neurofibrillation in the medulla, particularly about the nuclei of the Trigeminus, Acustico-facial, Glossopharyngeus and Vagus, in comparison with the almost complete absence at this time of any evidence of this process within the brain. At the same time the spongioblast elements are quite as advanced in their development in the higher as they are in the lower centres.

A review of the principal points brought out by the study of the finer histological relations leads to the following conclusions:

1) At the time when the neurofibrils begin to appear intimate connections exist between many, if not all the cells, within the spinal cord. Whether this union is a genuine syncytium or the result of fusion of material ejected from the cells cannot yet be definitely decided. Even after the differentiation of neuroblasts and spongioblasts has begun, it is still possible to detect connections existing between these two different types of cells.

2) In *Pristiurus*, *Scyllium* and *Torpedo* embryos neurofibrillation begins about the same time at the following places: In the large cells of Beard close to the nuclei, at the point of exit of the ventral roots, within the bridges which connect the cord and the myotome or within the myotome itself.

3) The neuro-reticulum formed within the neuroblasts, as represented by Held, is not the earliest stage in the development of the fibrils as at first they are always parallel and have no cross connections.

4) The primitive fibrils are coarse thick bundles which soon split up longitudinally as originally described by Heidenhain and Apáthy. From the proximal end of one of these primitive bundles fibrils may be seen to go to different medullary cells at some distance from the ventral-root group or are lost to sight in the outer marginal veil of the cord.

5) The connections formed by the neuro-reticulum between neuroblasts are numerous and are already present in embryos of only 5 mm. in length.

6) The methods of staining generally employed fail to differentiate between the neurofibrils and the protoplasm forming the cell process. Although neuroblasts may throw out processes of considerable length, as in the case of the Oculomotorius, in well differentiated sections it may also frequently be seen that the protoplasm

of the axon apparently ends near the cell and only the fibrils are continued beyond this point.

7) One of the chief histological characteristics of the fully differentiated nerve is that it contains neurofibrils, and every bit of evidence so far accumulated points to the appearance of these structures as marking the period of greatest physiological activity in any given nerve.

In view of these facts it is an assumption to designate the process of any cell as a nerve, unless it can be shown to contain neurofibrils.

Section 3.

Fixation and Staining of Material.

The method of fixing and staining the material finally adopted by me as giving the best results in embryos is a modification of the technique recommended by BIELSCHOWSKY. Several of the suggestions made by WOLFF (Biol. Centralbl. 25. Bd. 1905) were also acted upon. The chief differences between the method as originally described by BIELSCHOWSKY and as I have used it are the following: 1) the substitution of 0,75 or 1% solution of silver nitrate, instead of the 2% solutions generally employed; 2) the combination of formol with hydrochinon as a developer; 3) staining in a neutral gold bath of $^{1}/_{10}$% instead of 1%, and 4) following the suggestion of R. GAST the subsequent staining of the cytoplasm with eosin or other dyes.

1) The material is fixed in a 4% solution of formol neutralized by the following method. To the ordinary 40% commercial formol sufficient carbonate of magnesia was added to give the fluid a neutral or very faintly alkaline reaction when tested with litmus. Generally after the fluid has been allowed to stand for several hours and the magnesium carbonate has fallen to the bottom of the bottle it will be found necessary to add more of this reagent. After the reaction of the Formol has become permanently and definitely neutral or very slightly alkaline the supernatant fluid is carefully poured off and filtered. One part of this stock solution is then diluted with 10 parts of tap-water as occasion requires. Embryos may be left for any length of time in the 4% solution without interfering with the subsequent staining.

2) Prior to the silver bath the material must be washed for several hours or better over night in running water, then passed through several changes of distilled water and finally brought into a 0,75% or 1% solution of nitrate of silver. In warm weather, at the end of 4 days, the tissue will be found to have assumed a pale café-au-lait tinge. In cooler weather this reaction generally takes place between the 5th or 7th day, depending on the size of the embryos as well as upon certain other conditions, which are not understood. Of course all light must be carefully excluded from the specimens as long as they remain in the silver solution, and if any metallic deposit occurs upon their surface it is well to rinse them quickly in distilled water and place them in a new solution. For some reason the use of stronger solutions of silver does not give satisfactory results in embryos.

3) The specimens are again rinsed in distilled water and placed for $^1/_2$—2 hours in the dark in the following solution which has been filtered.

0,75—1% Sol. of silver nitrate	20 cc
Caustic soda (40% sol.)	gtt. 4
Liq. ammoniaci caust.	gtt. 10—12

sufficient to dissolve the precipitate.

The material is left in this solution until it has assumed a dark reddish brown color and is decidedly translucent. If the reddish tinge does not appear it is useless to carry the tissue any further. When removed from this solution the specimens are again passed quickly through two or three changes of distilled water and placed at once in a dish containing

4) Distilled water, to every 10 cc of which 5 drops of glacial acetic acid have been added. After a few minutes (5—15) the reddish tinge of the tissue becomes decidedly yellow when it is again quickly rinsed in distilled water and transferred to

5) the developer, composed of hydrochinone (1% solution) 20 cc and neut. formol 2 cc and left in this for 12 hours.

6) For the last time the material is washed in distilled water, preferably in a small vial, as it is then possible to dehydrate rapidly by adding stronger solutions of alcohol. Experience has convinced me that this is a very important step in the process. If, beginning with 35% alcohol, the strength is increased by adding a few drops at a time of a stronger alcohol, the shrinkage in the tissue may be reduced to a minimum. Cedar oil, chloroform, xylol

or benzol may be used before embedding in paraffine. Cedar oil is useful if it is desired to study the distribution of the nerves prior to embedding and cutting sections, as even large embryos become semi-transparent in this medium.

Selachian embryos of 5—7 mm. in length may be dehydrated and embedded in 3 or 4 hours after they are first placed in alcohol. The weaker solutions of alcohol seem to be far more liable to decolorize the specimens than are the stronger ones.

7) The sections are fixed upon the slide by means of albumen-glycerine. After they are carefully dried it is well to paint them over with $^1/_2$% solution of celloidin.

Following the removal of the paraffin by xylol and the subsequent passage through alcohols the sections are rinsed in distilled water, stained for 1—2 hours in a $^1/_{10}$% gold bath neutralized by lithium carbonate, fixed by the action of a 5% solution of sodium hyposulphite, washed for several hours in running water, dehydrated in alcohol, counter-stained in a 1% solution of eosin in alsolute alcohol, and mounted in the usual way.

Although this procedure is complicated, the results obtained are far more satisfactory and uniform than those given by any other method known to me. With the exercise of care the shrinkage and heavy deposits of silver so common in sections treated by the technique recommended by Ramón y Cajal are avoided.

If the sections are carefully washed after removal from the fixing bath they do not fade and may be kept indefinitely. The neurofibrils should be stained a very deep purple, almost black.

In conclusion I desire to express my thanks to the Smithsonian Institute for the prolonged opportunity given to me, of accepting the exceptionable facilities for carrying on investigations, the assistance, and great courtesy extended to the occupant of this Table by the management of the Zoological Station at Naples.

Explanation of Figures[1].

- *B.* Protoplasmic strands (bridges, plasmodesmata) uniting Spinal Cord and Myotome.
- *G.* Spinal Ganglion cell.
- *C. C.* Central canal.
- *E.* Commissural tracts.
- *Ep.* Epidermis.
- *L. H.* Lateral horn.
- *M.* Myotome.
- *N. V. S.* Ramus n. ventralis spinalis.
- *P.* Process of giant ganglion cell.
- *Pl.* Plexus.
- *R.* Primitive fibril splitting up into finer filaments within the cord.
- *Sp. C.* Spinal cord.
- *V. r.* Ventral roots.

Plate 23.

Fig. 1. *Pristiurus melanostomus* length 4,5 mm. Protoplasmic bridge (plasmodesma) extending from spinal cord to myotome. (Bausch and Lomb homog. immers. $^1/_{12}$ oc. 2.)

Fig. 2. *Pristiurus melanostomus* length 5 mm. Bridge connecting cord and myotome. Primitive neurofibril embedded in matrix of latter. (Same magnification as in Fig. 1.)

Fig. 3. *Pristiurus melanostomus* length 5 mm. a) Large cell in region of ventral horn with well developed apical process. The black granules are probably the transverse sections of neurofibrils. A single fibril may be seen near apex of process. b) Bundle of fibrils just beginning to split up longitudinally. (Zeiss apochromat. obj. 2 mm. oc. 12.)

Fig. 4. *Scyllium canicula* length 6 mm. Giant (BEARD) Cell connected with process of spongioblast (p) by bundle of fibrils (p^4), with others (p^1) running forward in direction of ventral roots. At p^3 a bundle directed inwards, but ending abruptly before reaching spongioblast. A fourth bundle passing outwards and as seen in succeeding sections has almost reached inner surface of epidermal layer. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. co. 12.)

Fig. 5. *Torpedo ocellata* length 7 mm. *c* ventral root. *d* portion of protoplasm forming apical process which does not contain any fibrils.

---

[1] Unfortunately it is not possible to give the exact magnifications of the sections represented by the drawings. Figures 14 and 15 were drawn at the level of the table, on which the microscope stood, and the others in the same plane as the upper surface of a drawing-table of about 14 cm. in height.

a Fibrils passing beyond cell in direction of central canal. *e* Fibril coming from cell *b* unites with one from cell *d*. (Same magnification as Fig. 1.)

Fig. 6. *Torpedo ocellata* length 6 mm. I. Cell from ventro-lateral portion of spinal cord. *a* Fibril may be traced in unbroken continuity from cell process into bundle running in direction of *b*. *II.* Ventral roots — same section. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. oc. 12.)

Fig. 7. *Scyllium canicula* length 8 mm. At this stage neurofibrils may be seen threading their way among the nuclei, which are now a constituent part of the bridge. At *E* is a small part of commissural tract.

Fig. 8. *Torpedo ocellata* length 6 mm. Within the protoplasm of the bridges (*B*) bundles of fibrils some of which are surrounded by envelopes that are continuous with the process of certain cells (*b*). Frequently the fibrils as they approach the nuclei spread out in a brush-like arrangement, and others (*c*) skirt the edge of these structures as they pass inwards in the direction of the central canal. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. oc. 12.)

Fig. 9. *Lacerta muralis*. Bundles of fibrils (*f*) running in the direction of the central canal. The small black granules represent cross sections of fibrils running at right angles to the plane of section. (Bausch and Lomb homog. imm. $^1/_{12}$ oc. 2.)

Fig. 10. *Lacerta muralis* (Stage 20 of PETER's Atlas). Fibrils encircling nuclei in the outer cell layer of the spinal cord, and running in the direction of the central canal.

Fig. 11. *Lacerta muralis* (more advanced stage than that of fig. 9). Cells in region of ventral roots. a) Basket work arrangement of fibrils about nucleus uniting at *c* and *d* to form single filament. b) Large nucleus from outer cell layer of cord. (Same magnification as fig. 7.)

Fig. 12. *Pristiurus melanostomus* length 5 mm. Giant (BEARD) cells in spinal cord. At this stage there seems to be no connection between the individual fibrils. (Bausch and Lomb homog. imm. $^1/_{12}$ oc. 2.)

Fig. 13. *Scyllium canicula* length 6 mm. Giant ganglion cells with the common net in process of formation. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. oc. 12.)

Fig. 14. *Scyllium canicula* length 6 mm. Two giant cells with common net. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. oc. 18.)

Plate 24.

Fig. 15. *Scyllium canicula* length 6 mm. Giant cells with common net. (Zeiss apochrom. obj. 2 mm. oc. 18.)

Fig. 16. *Lacerta muralis* — Stage 20 of PETER's Atlas Spinal ganglion cells. (Same magnification as Fig. 1.)

Fig. 17. *Scyllium canicula* length 11 mm. Spinal ganglion cell (*c*) process of giant cell running just beneath epidermis. (Same magnification as fig. 1.)

Fig. 18. *Pristiurus melanostomus* length 9 mm. Fibrils from N. ventralis spinalis at inner border of myotome creeping in between the nuclei. (Zeiss obj. D. oc. 3.)

Fig. 19. *Lacerta muralis* — Stage 20 of PETER's Atlas Neurofibrils thicker than those within the cord, and curiously twisted have reached the inner surface of the myotome. At *R* thick bundles split up into finer fibrils that pass inwards in direction of central canal, while some may be seen running parallel with the periphery to form commissural tracts. (Same magnification as fig. 1.)

Fig. 20. *Torpedo ocellata* length 7 mm. N. ventralis spinal with sheath cells clustering about the bundles of fibrils — in marked contrast to Fig. 18. (Same magnification as fig. 1.)

Plate 25.

Fig. 21. *Pristiurus melanostomus* length 9 mm. Bundle of fibrils extending from cord in the direction of myotome unaccompanied by sheath cells. (Zeiss obj. D. oc. 5.)

Fig. 22. *Torpedo ocellata* length 14 mm. In this section the great contrast between the calibre of fibril-bundles lying without, and those within the cord is very striking. The intramedullary fibrils split up into extremely delicate filaments which seem to form a very fine network best studied in the immediate vicinity of the ventral horn cells. (Zeiss apochrom obj. 2 mm. oc. 8.)

Fig. 23. *Pristiurus melanostomus* length 13 mm. Branches from N. vent. spin. entering myotome. The ends of fibril-bundles are never bulbous as they are represented to be in sections stained by RAMÓN Y CAJAL's method, when silver is frequently deposited about the distal end of nerve forming an artefact.

Fig. 24. *Torpedo ocellata* — length 14 mm. Plexus of fibril bundles formed by the union of ventral and dorsal roots. (Same magnification as fig. 1.)

Fig. 25. *Torpedo ocellata* Semi-diagramatic representation of course of fibrils in this Plexus *D L.* dorso-lateral branch with filament entering myotome.

Fig. 26. *Lacerta muralis.* Sympathetic Plexus. (Same magnification as fig. 1.)

Fig. 27. *Lacerta muralis.* Cells of Sympathetic Plexus: (*a*) Loose brush-like arrangement of fibrils uniting to form a single bundle (I) which may be followed in the section to (*c*) where it splits up again. — II. Fibrils encircling nucleus. — III. Fibril *a* may be traced in unbroken continuity into the thicker fibril *b*. (Zeiss apochromat. obj. 2 mm oc. 8.)

Fig. 28. *Torpedo ocellata* length 14 mm. Bundle of fibrils from Vagus with filaments entering epidermis. (Same magnification as fig. 1.)

Verlag von **R. Friedländer & Sohn** in **Berlin N. W. 6,** Carlstraße 11.

Für den Bezug einzelner Monographien sind die Verkaufspreise auf die Hälfte herabgesetzt worden. Bis auf weiteres werden geliefert:

Monographie 5. **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Taf. statt 25 ℳ für 12.50 ℳ
" 6. **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Taf. statt 30 ℳ für 15 ℳ
" 7. **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Taf. statt 30 ℳ für 15 ℳ
" 8. **Bangiaceen,** von G. Berthold, 1882. 28 S. mit 1 Taf. statt 6 ℳ für 3 ℳ
" 9. **Attinie,** per A. Andres. 1884. 459 S. mit 13 Taf. statt 80 ℳ für 40 ℳ
" 10. **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
" 11. **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. statt 120 ℳ für 60 ℳ
" 12. **Cryptonemiaceen,** v. G. Berthold. 1884. 27 S. m. 8 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
" 13. **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
" 14. **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
" 15. **Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
" 16. **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. statt 120 ℳ für 60 ℳ
" 17. **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln statt 24 ℳ für 21 ℳ
" 18. **Enteropneusten,** von J. W. Spengel. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln statt 150 ℳ für 75 ℳ
" 19. **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln statt 150 ℳ für 75 ℳ
" 20. **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. mit 61 Taf. statt 150 ℳ f. 75 ℳ
" 21. **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. mit 40 Taf. statt 100 ℳ f. 50 ℳ
" 22. **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
" 23. **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
" 24. **Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. statt 100 ℳ f. 50 ℳ
" 25. **Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. statt 80 ℳ f. 40 ℳ
" 26. **Rhodomelaceen,** v. P. Falkenberg. 1900. 776 S. m. 24 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
" 27. **Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 S. mit 22 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ

Bestellungen auf die ganze Reihe (5—27) oder auf einzelne Monographien zu den ermäßigten Preisen können an die **Zoologische Station zu Neapel** oder an die Verlagsbuchhandlung von **R. Friedländer & Sohn in Berlin NW. 6, Carlstraße 11** gerichtet werden.

Neapel, im December 1906.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände:

Band	Jahr	Seiten		Tafeln		Preis
I.	1878—79.	592 Seiten	mit	18	Tafeln	29 ℳ
II.	1880—81.	550	» »	20	»	29 ℳ
III.	1881—82.	603	» »	28	»	41 ℳ
IV.	1883.	522	» »	40	»	59 ℳ
V.	1884.	580	» »	32	»	56 ℳ
VI.	1885—86.	756	» »	33	»	58 ℳ
VII.	1886—87.	748	» »	27	»	56 ℳ
VIII.	1888.	663	» »	21	»	56 ℳ
IX.	1889—91.	676	» »	25	»	58 ℳ
X.	1891—93.	680 Seiten	mit	40	Tafeln.	76 ℳ
XI.	1893—95.	691	» »	24	»	58 ℳ
XII.	1896—97.	772	» »	31	»	
XIII.	1898—99.	773	» »	13	»	43 ℳ
XIV.	1900—01.	629	» »	18	»	44 ℳ
XV.	1902.	688	» »	30	»	65 ℳ
XVI.	1903—04.	588	» »	22	»	47 ℳ
XVII.	1904—06.	511	» »	33	»	58 ℳ
XVIII, 1.	1906.	111	» »	7	»	15 ℳ

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte, also auf M. 220.50, ermäßigt.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen:

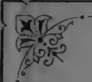
Zoolog. Jahresbericht für 1879 . . . . . Preis 32 ℳ
» » » 1880 . . . . . » 31 ℳ
» » » 1881 . . . . . » 31 ℳ
» » » 1882 . . . . . » 32 ℳ
» » » 1883 . . . . . » 34 ℳ
Zoolog. Jahresbericht für 1884 . . . . . Preis 36 ℳ
» » » 1885 . . . . . » 36 ℳ
Zoolog. Jahresberichte für 1886—1905. Preis jedes Jahrgangs (Bandes) 24 ℳ

Autoren- und Sachregister zu den Berichten für 1886—1890. Preis 16 ℳ.
Autorenregister zu den Berichten für 1891—1900. Preis 12 ℳ

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 inkl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 ℳ.

Berlin, Mai 1907. R. Friedländer & Sohn.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

---

18. BAND.

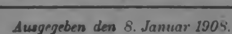
4. HEFT.

MIT 1 TAFEL UND 20 FIGUREN IM TEXT

BERLIN.

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1908.



Ausgegeben den 8. Januar 1908.

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separat-Abzüge gratis, weitere gegen Erstattung der Druckkosten.

Recherches sur les Liriopsidae,

Épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales.

Par

Maurice Caullery,

Professeur adjoint à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

Avec 8 figures dans le texte et la planche 26.

Je me suis proposé dans le présent mémoire, d'étudier, sous leurs différents aspects, la morphologie et l'évolution de deux Épicarides, appartenant au groupe des Cryptonisciens et qu'on peut se procurer aisément à Naples. L'un d'eux, *Danalia curvata*, est très commun sur les *Inachus scorpio*, parasités par *Sacculina neglecta*. L'autre, *Liriopsis monophthalma*, parasite du *Peltogaster curvatus*, d'*Eupagurus meticulosus*, pour être moins fréquent, peut cependant être récolté en assez grand nombre si l'on y met quelque persévérance[1].

Les travaux déjà nombreux, publiés sur les Épicarides, parmi lesquels il convient de mettre en première ligne ceux de GIARD & BONNIER, ont relativement peu touché aux Cryptonisciens. Sur eux nous avons des recherches assez défectueuses de FRAISSE et d'autres bien meilleures de KOSSMANN; ces dernières, malheureusement, sont restées à l'état de communication préliminaire; certains de leurs résultats, rectifiant des erreurs antérieures, ont même passé inaperçus des auteurs postérieurs. Un seul type, *Hemioniscus*, peut être considéré comme bien connu. MESNIL et moi (99, 01) avons pu, grâce à des matériaux abondants, élucider toute son histoire. Sur beaucoup d'autres types, constituant plusieurs familles, on n'a eu entre les mains que quelques rares exemplaires, absolument insuffisants pour interpréter les formes adultes, si déformées et, par là même, si intéressantes, au point de vue de la morphologie générale et de l'évolution. C'est ce qui m'a décidé à entreprendre des recherches suivies sur les deux formes de Cryptonisciens fréquentes à Naples.

[1] Les matériaux de ce travail ont été recueillis pendant un séjour à la Station Zoologique de Naples, au printemps de 1906. J'exprime ici mes meilleurs remercîments à M. Lo Bianco, qui a mis le plus grand empressement à me fournir les animaux en abondance.

Sommaire:

Chapitre 1. Introduction.

§ 1. Les diverses phases de l'évolution des Épicarides.

Il me paraît utile, pour la clarté de la description, de résumer, au début, les principales phases du développement des Épicarides.

Les œufs, en nombre très considérable, se développent synchroniquement, dans la cavité incubatrice maternelle. Ils éclosent sous l'aspect typique d'Isopodes, à l'état que nous appellerons, avec J. Bonnier, larve épicaridienne, dont les caractères sont très constants (v. Fig. A p. 596).

a) Cette larve est très trapue, rappelant un Sphérome; elle a, comme appendices, des antennules, des antennes, six paires de péreiopodes (le dernier segment du thorax est apode), cinq paires de pléopodes généralement biramés et des uropodes. Les pièces buccales sont déjà adaptées au parasitisme et telles quelles restent conformées chez les adultes de certains groupes. Elles sont logées dans un petit cône buccal et réduites à une paire de mandibules en forme de stylets. Cela indique que ces larves doivent prendre très rapidement, sinon immédiatement, la vie parasitaire.

b) Après leur éclosion, elles deviennent pélagiques et leur sort

precis est encore inconnu. Je suis porté à admettre, avec G. O. Sars, qu'elles deviennent les types connus sous le nom de Microniscidae, que l'on trouve fixés sur les Copépodes pélagiques. Toutefois Bonnier (00) regarde les Microniscidae comme une famille d'Épicarides spéciale, localisée sur les Copépodes. Les arguments que G. O. Sars (99, p. 218—220) a fait valoir, en faveur de son hypothèse, me paraissent probants et j'ai eu déjà l'occasion de les vérifier au moins partiellement. Dans cette hypothèse, les Épicarides ont un hôte provisoire (Copépode) pélagique, aux dépens duquel ils se nourrissent, par succion, grâce à la conformation de leur appareil buccal, et sur lequel ils croissent et subissent une série de mues, passant ainsi à la forme dite larve cryptoniscienne. Le parasitisme temporaire sur les Copépodes, s'il est exact, assure ainsi à ces êtres de grandes facilités de dissémination. Il est à remarquer que les pêches pélagiques fournissent beaucoup plus de Microniscіens que de larves épicaridiennes, ce qui indique probablement la courte durée de cette dernière phase, conformément à l'hypothèse de Sars[1].

c) La larve cryptoniscienne est aussi très caractéristique. Elle est plus allongée que la première; elle possède le plus souvent des yeux; les stades précédents, au contraire, sont souvent aveugles. Elle a les mêmes appendices. Les péreiopodes, au nombre de sept paires, ont le carpopodite trapu et le dactylopodite se repliant sur lui en griffe: ce caractère est plus accentué aux premières paires; ce sont des appendices de fixation à l'hôte. La larve cryptoniscienne se rencontre, quoique assez rarement, dans la pêche pélagique. Hansen (95) a montré que l'on pouvait, sur ce stade, reconnaître déjà les principales familles d'Épicarides. Sous la forme de larve cryptoniscienne, l'animal subit probablement plusieurs mues d'accroissement. Dans les Cryptoniscinae il devient sexuellement mûr; c'est le mâle.

d) C'est à ce stade que l'Épicaride se fixe a son hôte définitif. Il va s'y métamorphoser en femelle. D'après ce qu'ont montré les types bien étudiés de Cryptoniscinae, on peut considérer comme établi que dans tout cet ensemble, tous les individus sont hermaphrodites successifs. On voit, au début de la métamorphose, l'ovaire se former à l'angle antéro-interne du testicule. Chez les Bopyrinae, cet hermaphrodisme ne paraît pas exister. Certains individus évoluent définitivement en mâles, après une différenciation qui dépasse la larve cryptoniscienne. Les femelles proviennent-

[1] V. infra, post-scriptum, p. 643.

elles de mâles cryptonisciens? je ne le crois pas. J'ai eu l'occasion d'étudier une série de larves cryptonisciennes qui venaient de pénétrer dans la cavité branchiale d'un Palémonide. Elles n'offraient aucune trace de testicule. La séparation des sexes est donc probablement la règle chez les Bopyrinae. Toutefois, Giard & Bonnier ont rencontré chez les Entonisciens, sur les femelles, outre le mâle proprement dit, des larves cryptonisciennes qu'ils regardent comme des mâles complémentaires, restant à ce stade larvaire, parcequ'ils sont dans des conditions défavorables. Il serait intéressant de faire une vérification histologique précise de ce point.

On peut donc résumer l'évolution d'un Épicaride dans les cinq phases suivantes:

1. incubation dans l'organisme maternel,
2. larve épicaridienne,
3. phase microniscienne parasite sur les Copépodes pélagiques,
4. larve cryptoniscienne libre (mâle chez les Cryptoniscinae),
5. parasitisme et métamorphose sur l'hôte définitif.

§ 2. Remarque générale relative à la détermination spécifique des Épicarides.

La détermination spécifique des Épicarides, et en particulier pour les Cryptonisciens dont il sera question ici, soulève un problème très difficile. Chaque famille d'Épicarides, d'une manière générale, est localisée sur une famille naturelle d'hôtes correspondante. Les genres sont assez aisés à distinguer. Mais, pour un genre donné, on connaît, le plus souvent, des représentants sur une série d'hôtes constituant des espèces très voisines et il est parfois impossible de trouver, entre ces parasites, des caractères morphologiques distinctifs. Il est bien certain, pour beaucoup d'Épicarides, qu'ils sont rigoureusement localisés sur une espèce d'hôte déterminée. Giard & Bonnier posent cette spécificité en principe absolu. Ils l'étendent même aux genres: à deux hôtes génériquement distincts, correspondent toujours, d'après eux, des genres différents d'Épicarides. G. O. Sars et Hansen se sont élevés contre ce principe. Il correspond à une conception de biologie générale d'une vérité certainement très étendue. D'autre part, il est non moins constant que la spécificité réciproque des parasites et des hôtes n'est pas absolument générale. On ne peut songer, dans la pratique, à faire la vérification rigoureuse de l'identité de deux Épicarides semblables, trouvés sur deux hôtes voisins A et B: elle consisterait à infecter

expérimentalement B par les larves du parasite de A, ce qui est pratiquement impossible. J'ai tenté un essai de ce genre, qui a malheureusement été interrompu par une circonstance accidentelle (v. infra p. 593). Reste à savoir si, même sans une valeur absolue, le principe de GIARD n'est pas d'un emploi fécond. Il conduit, en effet, à mentionner nécessairement avec précision l'hôte sur lequel tout Épicaride a été trouvé. Il évite donc de mélanger dans les descriptions des données relatives à deux formes, qui, pour n'être pas morphologiquement séparables aujourd'hui, sont cependant peut-être distinctes en réalité. Il peut y avoir, par la suite, un grand intérêt à ce que les documents y relatifs aient été enregistrés d'une façon autonome. Je me rangerai donc à cette manière de faire, que pour ma part, je crois réellement légitime, et en explicitant, le cas échéant, qu'entre deux espèces différenciées par leurs hôtes, on n'a pas noté de caractère morphologique distinctif.

§ 3. Coup d'œil général sur les Épicarides parasites des Cirrhipèdes et des Rhizocéphales.

BONNIER (00) propose le groupement général suivant des Épicarides:

1. Cryptoniscinae	Fam. Microniscidae	(sur les Copépodes)[1]
	» Hemioniscidae	(» » Cirrhipèdes)
	» Cyproniscidae	(» » Ostracodes)
	» Liriopsidae	(» » Rhizocéphales)
	» Asconiscidae	(» » Mysidae)
	» Crinoniscidae	(» » Cirrhipèdes)
	» Podasconidae	(» » Amphipodes)
	» Cabiropsidae	(» » Isopodes)
2. Bopyrinae	» Dajidae	(» » Schizopodes)
	» Phryxidae	(» » Décapodes)
	» Bopyridae	
	» Entoniscidae	

Considérons les trois familles Hemioniscidae, Crinoniscidae, Liriopsidae.

1. Hemioniscidae.

Un seul genre de cette famille est complètement connu, *Hemioniscus*. Deux espèces sont signalées jusqu'ici: *Hemioniscus balani* Buch., dans *Balanus balanoides*, étudié par divers zoologistes, anatomiquement et embryologiquement (cf. CAULLERY & MESNIL, 01) et *H. socialis* Pérez (00, p. 491) de *B. improvisus*. Cette seconde espèce ne se distingue

[1] Pour les Microniscidae v. supra, p. 585, et post-scriptum, p. 643.

que par son hôte et par son caractère grégaire. Chez *Hemioniscus*, le mâle cryptoniscien, en se transformant en femelle, ne subit aucune modification dans sa région antérieure, jusqu'au quatrième segment thoracique inclus. La région postérieure seule se transforme, en perdant ses appendices, se lobant et s'hypertrophiant considérablement. L'article basilaire de l'antennule et les épaulettes coxales des anneaux thoraciques sont découpés en dents longues et robustes. Les deux premières paires de péreiopodes sont trapues, les cinq suivantes plus longues et plus grêles, sensiblement semblables entre elles. Ces divers caractères du mâle ont une grande importance pour distinguer les divers groupes de Cryptonisciens.

Les Lepadidae abritent des parasites analogues, pour lesquels Giard a formé le genre *Leponiscus*. Le premier a été vu par Hesse (64) dans des »Anatifes lisses« fixés à un navire. Giard (87) signale *L. anatifae*, l'espèce de Hesse, que Gruvel appelle sans raison *L. hessi* et *L. pollicipedis*. De ces diverses formes on ne connaît que des mâles.

J'ai pu examiner un exemplaire de *L. pollicipedis*, recueilli par Giard à Concarneau en 1886. Il se rapproche beaucoup d'*Hemioniscus*. Comme ce genre, il offre des denticulations à l'article basilaire des antennules et sur les épaulettes coxales thoraciques.

Gruvel (02, p. 36—43 pl. 1) décrit et figure *L. alepadis* (parasite d'*Alepas minuta*, Banyuls et cap Bojador). Il a eu trois mâles et deux femelles. Malheureusement les indications qu'il donne, n'étant pas basées sur une connaissance suffisante du groupe, laissent beaucoup à désirer. Pour le mâle, l'article basilaire de l'antennule est mal figuré: est-il ou non denticulé? Les épaulettes coxales thoraciques ne le seraient pas. Il pourrait fort bien s'agir d'un genre distinct de *Leponiscus* Giard. Quant à la femelle, la description en est aussi incertaine. Sa déformation paraît analogue à celle d'*Hemioniscus*: cependant, d'après Gruvel, les appendices antérieurs auraient disparu. L'auteur parle de la cavité incubatrice, mais il n'a pas vu d'embryons, et je serais porté à croire qu'il n'a eu que des femelles jeunes, n'ayant pas pondu, chez lesquelles cette cavité n'était pas encore formée. Il serait à souhaiter que cette forme intéressante soit réétudiée. Sa position systématique même reste douteuse.

Dana (52, pag. 801, pl. 53 fig. 6) décrit, sous le nom de *Cryptothir minutus*, un mâle cryptoniscien trouvé dans des Balanides du genre *Creusia*. Plusieurs auteurs ont considéré le nom d'*Hemio-*

niscus comme un synonyme devant céder la place à *Cryptothir.* C'est là une erreur. Les figures et la description de DANA ne permettent pas de rapporter à un genre précis le parasite en question; ce peut être tout autre chose qu'un *Hemioniscus*, par exemple un *Crinoniscus*.

2. Crinoniscidae.

Cette famille a été créée par BONNIER (00) pour *Crinoniscus equitans* Pérez, trouvé à Royan dans *Balanus perforatus* Brug. PÉREZ (00) a décrit avec précision les deux formes larvaires (épicaridienne et cryptoniscienne) et la femelle. Celle-ci est toute différente des *Hemioniscus*. Le mâle cryptoniscien montre aussi des caractères bien distincts (article basilaire des antennules et épaulettes coxales non denticulées). GRUVEL (02, pag. 36 av. fig.) a observé un *Crinoniscus* à Roscoff, dans *Bal. tintinnabulum*. Nous discuterons plus loin les affinités précises de ce type.

3. Liriopsidae.

Les Liriopsidae sont parasites des Rhizocéphales et forment un ensemble assez varié. Énumérons et caractérisons rapidement les diverses formes, afin d'en préciser la synonymie assez embrouillée.

1. Genre *Danalia*. — GIARD (87) a créé ce nom pour les Épicarides parasites des Sacculines, étudiés antérieurement par FRAISSE (77) et par KOSSMANN (84). Les espèces rencontrées actuellement sont les suivantes:

1. *Danalia larvaeformis* Giard (74) sur *S. carcini* de *Cancer mænas*, Roscoff.
2. *D. curvata* Fraisse (77) sur *S. neglecta* de *Inachus scorpio*, Naples.
3. *D. dohrnii* Giard (87) sur *S. benedeni* de *Grapsus varius*, Naples.
4. *D. longicollis* Kossmann (80) sur *S.* sp. de *Chlorodius exaratus*, mer Rouge.
5. *D. pellucida* Giard (87) sur *S. triangularis* de *Cancer pagurus*, Le Croisic.
6. *D. lobiancoi* Gd. & Bonn. (90) sur *S.* sp. de *Portunus corrugatus*, Naples.
7. *D. ypsilon* G. Smith (06)[1] de *Galathea strigosa*, Naples.
8. *D. gregaria*, n. sp.[2] sur *S.* sp. de *Gonoplax rhomboides*, Naples.

Ici se pose la question du genre *Zeuxo*, créé par KOSSMANN (72)

[1] V. infra p. 594 pour les rapports de cette espèce avec l'hôte.

[2] Cette espèce a été trouvée l'an dernier par M. LO BIANCO et moi.

pour *Zeuxo porcellanae*, trouvé sur l'abdomen d'une Porcellane indéterminée, et *Z. alphei*, fixé près de l'antenne d'un *Alpheus*. Ces deux formes proviennent des Philippines. Plus tard KOSSMANN a fait rentrer dans ce genre les types auxquels est donné ci-dessus le nom de *Danalia*. GIARD, appliquant ses principes sur la spécificité des parasites, réserve le nom de *Danalia* aux parasites du genre *Sacculina* proprement dit. Les *Zeuxo* de l'*Alpheus* et de la Porcellane, étant vraisemblablement sur d'autres genres de Rhizocéphales, devraient donc constituer un genre distinct de *Danalia*. La délimitation des genres est une chose en grande partie conventionnelle. Pour ma part, je serais tenté de fonder les genres d'Épicarides sur les caractères positifs de leur métamorphose ou de leur anatomie et ne verrais aucun inconvénient à grouper dans un même genre des Épicarides vivant sur des Rhizocéphales génériquement différents. La distinction des *Danalia* et des *Zeuxo* dépendrait donc de l'existence de semblables différences. Or KOSSMANN, qui a étudié les uns et les autres, ne paraît pas en avoir constaté. Il y aurait donc lieu de fusionner, au moins provisoirement, ces deux genres et *Zeuxo* aurait la priorité. Mais le nom de *Zeuxo*, quand KOSSMANN l'a employé, était préoccupé[1] pour un Crustacé. Il faut donc conserver *Danalia* et y joindre les deux espèces de *Zeuxo*: 9. *D. porcellanae* et 10. *D. alphei*.

2. Genre *Cryptoniscus*. — F. MÜLLER (71) a créé ce genre (qui depuis a, d'une façon heureuse, servi à former le nom d'un ensemble d'Épicarides) pour un parasite trouvé sur des Pagures porteurs de *Peltogaster*. Il a été ensuite appliqué par FRAISSE (77) à une espèce trouvée à Mahon, *C. paguri*, dans des conditions d'hôte analogues, et à *C. curvatus* (*D. curvata*). J. BONNIER (00) propose de supprimer le nom de *Cryptoniscus*; il se fonde pour cela sur le principe de la correspondance des genres d'hôtes et de parasites: les Cryptonisciens fixés sur les *Peltogaster* devant être, à défaut de preuve contraire, d'un même genre, *Cryptoniscus planarioides* Müller et *C. paguri* Fraisse rentreraient dans le genre *Liriopsis* et *C. curvatus* Fraisse, fixé sur une Sacculine, dans le genre *Danalia*. Ces conclusions ne sont acceptables que pour *C. curvatus*; car l'évolution de *Liriopsis* et de ces deux *Cryptoniscus*, ainsi qu'on le verra, sont tout à fait différentes. Ces deux *Cryptoniscus* forment un type nettement distinct de *Liriopsis*, à évolution semblable à celle de

[1] TEMPLETON, Rob., Description of a minute Crustaceous animal from the island of Mauritius (*Zeuxo*). in: Trans. Ent. Soc. London Vol. 2 1840 p. 203—207.

Danalia, avec particularités suffisantes au point de vue anatomique, pour justifier la séparation en deux genres. Je propose donc de conserver le genre *Cryptoniscus* pour les deux espèces:

1. *C. planarioides* Müller (71), sur *Pagurus* sp., parasité par *Peltogaster purpureus.*
2. *C. paguri* Fraisse (77), sur *Clibanarius misanthropus*, parasité par *Peltogaster rodriguezi.*

3. Genre *Liriopsis.* — Il est parasite des *Peltogaster.* J'étudie plus loin en détail *L. monophthalma* Fraisse, parasite de *P. curvatus* Kossmann. La première espèce décrite est *L. pygmaea* Rathke. Le mâle en a été aperçu déjà par Cavolini (1787), puis par Rathke (43)[1]. Interprété correctement par Steenstrup (54), il a été très bien étudié pour l'époque par Lilljeborg (62), qui a vu, le premier, la femelle et la larve épicaridienne. Cette espèce se rencontre sur *P. paguri* d'*Eupagurus bernhardus.*

4. Genre *Eumetor.* — Kossmann (72) a donné ce nom à un Épicaride dont la femelle reste toute entière dans la cavité palléale de la Sacculine qu'elle infeste, différant en cela des divers Liriopsidés précédents. Il n'avait constaté sa présence qu'après coup, sur des coupes de *Sacculina pisiformis* d'un *Chorinus arietis*, provenant des Philippines. Aussi n'a-t-il pu que signaler le parasite. Une forme voisine a été rencontrée récemment par Bonnier et Pérez, au cours de la croisière de la Sélika dans le golfe Persique. Pérez s'est borné jusqu'ici à la signaler (03), mais les matériaux recueillis permettront d'en étudier l'évolution. Celle de *Liriopsis* jette dès à présent un jour assez net sur ce genre *Eumetor*; ce sont évidemment deux types voisins.

Tels sont les divers Épicarides signalés jusqu'ici sur les Rhizocéphales. J'étudierai plus loin les affinités des Liriopsidae avec les autres Cryptoniscinae; malheureusement nous ne possédons sur ceux-ci que des documents assez restreints.

§ 4. Les Liriopsidae de Naples.

1. *Danalia curvata* Fraisse. Des Liriopsidae existant à Naples, *Danalia curvata* est de beaucoup le plus abondant. Fraisse (77) l'avait déjà constaté. G. Smith (06) indique que, sur 350 *Inachus* parasités par des Sacculines et recueillis au printemps, 50 avaient un ou deux *Danalia.* J'ai moi-même fait, en avril et mai 1906,

[1] Il l'a appelé *Liriope*, nom préoccupé, transformé ensuite en *Liriopsis* par Max Schultze.

quelques statistiques. Sur 372 *Inachus* sacculinés, 155 présentaient des *Danalia*; c'est une proportion beaucoup plus forte que celle indiquée par Smith. Cela doit tenir, en partie, à ce que j'ai compté les mâles encore libres. Il n'est pas rare que plusieurs Cryptonisciens siègent sur le même Crabe. Sur les 155 parasités, cités plus haut, 20 portaient deux Épicarides, 7 en portaient trois, 3 en avaient quatre, un en avait cinq. Quand il y a plusieurs Épicarides sur le même Crabe, ils sont en général d'âges différents, s'échelonnant depuis le mâle libre ou à peine fixé, jusqu'à la femelle adulte. Dans le cas des *Danalia*, la présence d'un individu sur l'hôte n'est donc pas un obstacle au développement d'individus plus jeunes. Comme fréquemment l'*Inachus* porte plusieurs Sacculines, on voit qu'il peut être le siège d'un véritable musée de parasites. Il est à remarquer que les individus sains ont toujours la carapace d'une propreté parfaite (exception faite peut-être pour les femelles chargées d'œufs), tandis que ceux qui sont infestés sont envahis par toute une série d'organismes; ils sont souvent recouverts par des cormus d'Ascidies composées, surtout de *Diplosoma gelatinosum*. Il s'y abrite des Annélides, Sabelliens, Serpuliens, etc.[1]

La position des *Danalia* sur l'hôte est très variable. Le plus souvent, ils sont fixés directement sur le Crabe, en un quelconque des points de la surface ventrale où la chitine est mince. Un de leurs points de prédilection est à la base de la Sacculine, sur le pourtour de l'anneau chitineux qu'elle détermine sur le Crabe. Enfin un certain nombre d'individus sont fixés directement sur la Sacculine, en divers points de la surface du manteau. Dans tous les cas, néanmoins, ils doivent être considérés comme parasites de la Sacculine et non du Crabe. Cela ressort du fait que jamais on ne trouve de Cryptoniscien sur les *Inachus* non sacculinés. Je l'ai vérifié sur plusieurs centaines d'individus. A la vérité, on en rencontre parfois un, deux et même trois sur des Crabes paraissant indemnes de Rhizocéphale, mais il est facile de constater alors qu'ils en ont porté antérieurement ou qu'ils renferment une jeune Sacculine interne. C'est ce que Smith (06, p. 100) a bien établi.

Les *Danalia* sont donc des parasites de l'appareil radiculaire de la Sacculine, plus souvent que de sa masse viscérale et, en cela, ils se distinguent des types tels que *Liriopsis* et *Eumetor*, pour se

[1] J'y ai trouvé, en particulier, un *Exogone* parasité lui-même par un Monstrillide. C'est la première fois que le stade parasitaire des Monstrillides est rencontré à Naples.

rapprocher au contraire des *Cryptoniscus* des Pagures (*C. planarioides* Müll. et *C. paguri* Fraisse). Ceux-ci, en effet, sont fixés aussi directement sur l'abdomen du Pagure, quoique effectivement parasites du *Peltogaster*.

2. 3. *D. dohrnii*, *D. lobiancoi* G. & B. D'autres *Danalia* existent à Naples, mais sont bien moins communs: *D. dohrnii* G. et B., sur *Grapsus varius* et *D. lobiancoi* G. & B., sur *Portunus corrugatus*. Je n'ai pas eu l'occasion de les observer.

4. *D. gregaria* n. sp. Par contre, sur la Secca di Chiaia, M. Lo Bianco et moi, nous avons pêché un *Gonoplax rhomboides* porteur d'une espèce de *Danalia* non encore signalée. Ce *Gonoplax* présentait deux Sacculines et dix-huit *Danalia*: onze femelles de diverses tailles, parmi lesquelles cinq étaient fixées directement à la plus grande des deux Sacculines, et sept mâles mobiles, dont cinq se déplaçaient sous la cuticule des femelles. Je ne crois pas qu'on ait signalé jamais une aussi grande abondance d'Épicarides sur un même hôte. Aucune des femelles n'était mûre; elles ressemblaient aux stades correspondants de *D. curvata*. Les mâles étaient en tous points semblables à ces derniers comme forme, pigmentation et anatomie. Il n'a donc pas été constaté de différences positives de structure entre cette forme et *D. curvata*. Cependant nous suivrons dans ce cas la règle de Giard et considérerons les *Danalia* de *Gonoplax* comme une espèce nouvelle que nous appellerons *D. gregaria*. Au reste les statistiques qui précèdent et qui portent sur un grand nombre d'individus, ne nous ont fourni, sur aucun *Inachus*, un nombre de *Danalia* approchant de dix-huit et cet état grégaire peut très bien être un caractère spécifique. J'ai malheureusement manqué de matériaux pour l'établir. Le fait que des mâles s'insinuent sous la cuticule des femelles, chez *D. gregaria*, n'a jamais été constaté chez *D. curvata* et est peut-être aussi l'indice d'une différence spécifique.

J'avais tenté d'aborder expérimentalement, sur ce cas, la question de la spécificité des parasites. J'avais pris quatre des mâles de l'Épicaride de *Gonoplax* et les avais transportés sur deux *Inachus* porteurs de Sacculines, me proposant de voir si ces mâles se fixeraient et se développeraient sur ce nouvel hôte. Malheureusement, le lendemain, je constatai que les deux *Inachus* avaient été amputés de leurs Sacculines, qui avaient probablement été dévorées par des poissons se trouvant dans la même aquarium et les Épicarides avaient disparu. Je n'ai plus eu l'occasion de répéter l'ex-

périence. Il est bon de remarquer d'ailleurs que le cas précédent n'était pas entièrement favorable. Car, même en cas de résultat positif, comme le *Danalia* est parasite de la Sacculine, il eut fallu prouver que les Sacculines d'*Inachus* et de *Gonoplax* sont deux espèces distinctes. GIARD, il est vrai, pose aussi en principe la spécificité des Rhizocéphales sur les différents Crustacés, mais la question, en fait, est encore moins tranchée que pour les Épicarides. G. SMITH, le dernier auteur qui ait eu à s'en occuper (06, p. 106 et seq.), reconnait la difficulté et, sans prétendre la résoudre définitivement, considère, au point de vue pratique, toutes les Sacculines comme des races d'une seule espèce, *S. carcini* Thomson, solution évidemment très arbitraire.

5. *D. ypsilon* Smith. SMITH (06, p. 100, pl. 7 fig. 32) signale enfin, à Naples, une espèce qu'il appelle *Danalia ypsilon* et qu'il a trouvée sur *Galathea dispersa*. Cette Galathée porte parfois un Rhizocéphale, *Lernaeodiscus galatheae*, mais il fait remarquer qu'il n'a jamais rencontré les deux parasites simultanément; la dissection des Galathées portant des *Danalia* n'a pas montré davantage, à l'intérieur, de Rhizocéphale à la phase interne ou de racine d'un individu disparu. SMITH regarde donc comme très probable que *D. ypsilon* est devenu secondairement un véritable parasite de la Galathée. J'aurais beaucoup désiré préciser ce point très intéressant pour la biologie générale, mais je n'ai pas pu avoir de matériaux.

6. *Liriopsis monophthalma*. — FRAISSE signale cette espèce à Naples sur *Eupagurus prideauxii* et sur *E. angulatus*, parasités par *Peltogaster curvatus* Kossm. Il n'en a eu que de rares exemplaires, sur plus de cent *Peltogaster* examinés. *E. angulatus*, dont il est question, est vraisemblablement l'*E. meticulosus* Roux, que plusieurs auteurs considèrent comme une simple variété d'*E. angulatus* et qui est fort commun sur les fonds sableux du Pausilippe. Quant au *Peltogaster*, SMITH (06, p. 109) considère que c'est bien la même espèce qui infeste les divers Pagures cités plus haut. Il ne diffère d'ailleurs pas anatomiquement d'après le même auteur, de *Peltogaster paguri* qui siège sur *Eupagurus bernhardus* etc., dans les mers du Nord, mais qui atteint une taille plus grande (c'est sur ces derniers Pagures qu'a été trouvé *L. pygmaea*).

Les *Liriopsis* que j'ai étudiés se trouvaient sur *E. meticulosus*, mais d'après ce que je viens de dire, je les considère comme identiques au *L. monophthalma* de Fraisse. BONNIER (00, note, p. 197)

appliquant strictement le principe de spécificité, regarde au contraire la forme de *E. angulatus* comme une espèce indépendante de celle de *E. prideauxii.*

D'avril à fin juin 1906, j'ai examiné 972 *E. meticulosus* porteurs de *Peltogaster* (un certain nombre de Pagures en portaient deux), jeunes ou adultes, provenant tous des fonds du Pausilippe. J'y ai trouvé 71 *Liriopsis*, se décomposant en

21 mâles libres, à forme cryptoniscienne,
9 femelles logées dans la cavité palléale du *Peltogaster*,
16 femelles faisant saillie au dehors, mais n'ayant pas encore pondu,
25 » » » » » , ayant déjà pondu.

Ce Cryptoniscien est relativement rare, si l'on tient compte que 972 Pagures avec *Peltogaster* représentent un bien plus grand nombre de Pagures pêchés. Dans plusieurs cas, j'ai trouvé deux *Liriopsis* sur le même *Peltogaster.*

Les rapports avec l'hôte sont très différents du cas de *Danalia.* Le mâle pénètre toujours à l'intérieur de la cavité palléale du *Peltogaster* et on le trouve en dilacérant les paquets d'œufs qu'elle renferme. C'est dans cette cavité que la jeune femelle subit toute sa croissance (v. infra p. 620). Puis, quand elle a atteint sa taille et sa forme définitives, elle tend la paroi du *Peltogaster*, dans laquelle se perce un orifice, par où vient faire saillie au dehors toute la partie antérieure de l'Épicaride. C'est dans cette région devenue externe que s'établira la cavité incubatrice. La région postérieure, au contraire, reste intra-palléale et forme comme une ancre, fixant solidement le parasite à son hôte. KOSSMANN seul a noté exactement cette position: les auteurs qui l'ont précédé et, ce qui est plus étonnant, ceux qui l'ont suivi (G. O. SARS, BONNIER) ont faussement considéré comme antérieure, la partie cachée dans le manteau du Rhizocéphale. Bornons nous, pour le moment, à noter que le *Liriopsis* n'est jamais fixé directement sur le Pagure, mais toujours sur le Peltogaster. Il doit en être de même d'*Eumetor*, qui reste entièrement intra-palléal, jusqu'à la fin de son existence. Le premier exemplaire trouvé par KOSSMANN, dans ces conditions, contenait en effet des embryons mûrs. La situation du *Liriopsis* sur le Pagure est assez constante, il fait hernie sur le *Peltogaster*, du côté concave de l'abdomen du Pagure, sa face ventrale étant appliquée contre le dos de ce dernier.

Chapitre 2. Stades larvaires. Forme mâle.

§ 1. Larve épicaridienne (Fig. A).

La larve épicaridienne des Liriopsidae a été vue antérieurement par LILLJEBORG (62, *L. pygmaea*), par F. MÜLLER (71, *C. planarioides*) et par FRAISSE (77, *L. monophthalma* et *C. paguri*). J'ai étudié, à mon tour, celles de *L. monophthalma* et de *D. curvata*. Elles sont très semblables au point de vue de la morphologie extérieure, et peuvent être décrites simultanément.

Elles ne diffèrent guère que par la présence d'un tube anal assez long, se terminant à hauteur de l'insertion des soies des uropodes chez *L. monophthalma*, tandis qu'il manque chez *D. curvata*. Dans les deux cas la larve est aveugle. Elle ne présente de pigment que sur la vésicule anale piriforme. Les bords latéraux des segments thoraciques forment des pointes assez développées, dirigées postérieurement.



Fig. A. Larves épicaridiennes — *Danalia curvata*: 1. face ventrale; 2. de profil; 3. deuxième pléopode; 4. uropode; 5. quatrième péreiopode; 6. sixième péreiopode. *Liriopsis monophthalma*: 7. et 8. troisième et sixième péreiopodes. (G. 1 et 2 = 125, 3—8 = 320.)

Au point de vue des appendices, il y a lieu de signaler les particularités suivantes: les cinq premiers péreiopodes (fig. A 5 et 7) ont un carpopodite large et trapu, muni de deux soies en éventail, comme on en rencontre chez les divers Cryptonisciens, et un dactylopodite se recourbant en crochet sur le carpopodite. Le sixième péreiopode, au contraire, a un carpopodite grêle et un dactylopodite long et mince (fig. A 6 et 8).

Les pléopodes sont biramés et terminés par de longues soies (fig. A 3). L'exopodite de la cinquième paire est plus grêle que l'endopodite, qui d'ailleurs ne forme pas un article distinct.

Les uropodes très développés (Fig. A 4) offrent une particularité, figurée par les auteurs antérieurs et qui paraît très caractéristique des Liriopsidae: l'exopodite grêle est terminé par des soies plumeuses, l'endopodite soudé au corps de l'uropode commence beaucoup plus en arrière et porte des soies robustes s'élargissant légèrement en cuiller vers leur extrémité au lieu de s'effiler en pointe. A la base de l'exopodite, s'insère une forte soie plumeuse. Les uropodes constituent ainsi de très robustes appendices dépassant notablement l'extrémité postérieure du corps et qui, surtout sur la larve vue de profil, éveillent l'idée d'appendices disposés pour le saut. Cette disposition se retrouve dans les trois genres *Liriopsis*, *Cryptoniscus* et *Danalia*; elle est faiblement indiquée chez *Hemioniscus*, mais les figures des auteurs (GIARD & BONNIER: Podasconidae et Cabiropsidae, PÉREZ: Crinoniscidae) indiquent nettement qu'il n'en est rien dans les groupes voisins. Il y a donc là un caractère de la famille des Liriopsidae, autant qu'on peut en juger actuellement.

§ 2. Larve cryptoniscienne (Fig. B).

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier pour les Liriopsidae les formes microniscienues que je suppose intercalées entre la forme précédente et la forme cryptoniscienne. Celle-ci se rencontre sur l'*Inachus* à l'état de mâle complètement mûr[1]. A proprement parler ce n'est plus une larve: mais il existe des stades pélagiques plus petits et ayant la même structure. Les mâles cryptonisciens des *Danalia* et des *Liriopsis* ont le type très uniforme auquel on est habitué, avec des caractères génériques assez précis.

1. *Danalia*. — Les mâles cryptonisciens des deux *Danalia* que j'ai étudiés (*curvata* et *gregaria*) étaient en tous points semblables.

[1] Jamais je n'ai trouvé la spermatogénèse inachevée sur ces individus; au contraire, des mâles de *Bopyrus xiphias* G. & B., déjà fixés sur des femelles adultes, m'ont montré des testicules peu avancés, où aucun spermatozoïde n'était encore formé. Par contre, je n'ai trouvé aucune ébauche génitale chez des Bopyrinae venant de se fixer dans la cavité branchiale d'un Palémonide et encore sous la forme larvaire cryptoniscienne. — Ces faits montrent que, chez les Bopyrinae, le développement des produits génitaux ne commence qu'après le stade de larve cryptoniscienne. et permet de regarder le mâle des Cryptonisciens, comme une forme progénétique.

Je n'ai pas trouvé, entre eux, de caractère différentiel. Ils sont trapus (fig. B 1) et mesurent environ 1,2 mm de longueur sur 350 μ de largeur maximum. On distingue nettement les deux testicules t[1], qui sont volumineux et occupent une bonne partie de la face dorsale. En arrière, l'intestin terminal forme une large vésicule piriforme, pigmentée massivement en rouge vermillon. On constate quelques taches irrégulières du même pigment dans la région antérieure, en arrière des yeux.

Les yeux sont grands, avec un seul cristallin subsphérique.

Les antennules ont un article basilaire (fig. B 2) assez allongé suivant l'axe du corps et à bord postérieur lisse: les autres articles ne présentent pas de particularités.

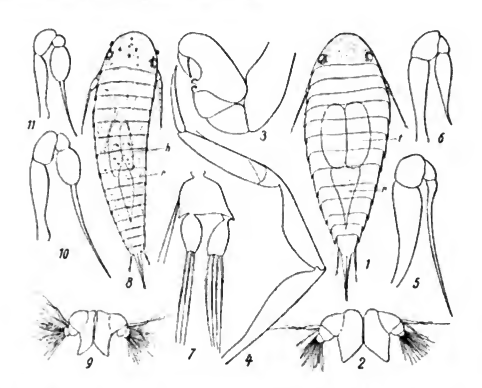


Fig. B. Formes larvaires cryptonisciennes (♂). — *Danalia curvata*: 1. face dorsale (G. 45); 2. antennules (G. 75); 3. deuxième péreiopode (G. 160); 4. quatrième péreiopode (G. 160); 5. sixième péreiopode (G. 240); 6. septième péreiopode (G. 240); 7. cinquième pléopode (G. 160).
Liriopsis monophthalma: 8. face dorsale (G. 45); 9. antennules (G. 75); 10. sixième péreiopode (G. 240); 11. septième péreiopode (G. 240).
t, testicule; *r*, vésicule rectale; *h* sacs hépatiques.

Les antennes offrent, comme d'ordinaire chez les Cryptonisciens, quatre articles basilaires et un fouet composé de cinq articles.

---

[1] Fraisse (77, p. 263, pl. 14 Fig. 30) a pris ces testicules pour l'intestin et appelle testicules les amas latéraux de grosses cellules glandulaires dont il est question plus loin.

L'appareil buccal est conforme au type habituel.

Péreiopodes. — Comme chez les autres Cryptonisciens, les deux premières paires sont trapues et courtes (fig. B 3). Les suivantes (fig. B 4) sont plus longues, le propodite est allongé, le dactylopodite également long et assez grêle. Sur le propodite de ces divers appendices, on note les deux soies en éventail caractéristiques.

Les 6e et 7e paires me paraissent pouvoir servir à reconnaître, sous cette forme, le genre *Danalia*: à la 6e, en effet, l'article terminal est d'une longueur considérable et recourbé en forme de sabre; à la 7e, il est plus court et globuleux à sa base (fig. B 5 et 6). Aux deux paires, qui sont petites, le dactylopodite est, en outre, soudé au carpopodite. C'est donc tout à fait à tort que FRAISSE décrit et figure les deux derniers segments thoraciques comme apodes (78, p. 263 pl. 14 fig. 32). SMITH (06, pl. 7 fig. 23) a déjà vu ces appendices.

Il n'y a pas d'épaulettes coxales denticulées.

Les pléopodes (fig. B 7) sont, comme d'ordinaire, biramés et portent de longues soies.

Si l'on se reporte aux figures très précises données par HANSEN (95, pl. 3), des larves cryptonisciennes récoltées par la Plancton-Expedition, on remarquera la ressemblance de la fig. 4*d* avec le 6e péreiopode de *Danalia*: cette figure, d'après le texte (p. 30), serait le 7e péreiopode de la larve *Cryptoniscus* β: HANSEN ne parle pas du 6e. Peut-être cette larve appartient-elle à un *Danalia*.

2. *Liriopsis*. — Le mâle de *L. monophthalma* (que j'ai toujours trouvé dans la cavité palléale du *Peltogaster*) a une forme générale beaucoup plus élancée que celui de *Danalia* (fig. B 8): il mesure 1 mm, sur 230 μ. Les testicules sont moins volumineux et difficilement visibles sur le vivant (v. infra). La pigmentation est très différente. Elle est d'un rouge moins vif et moins massive. Au point de vue des appendices, je me borne à noter que l'article basilaire des antennules (fig. B 9), dont le bord postérieur est encore lisse, est plus allongé que chez *Danalia*. Les 6e et 7e péreiopodes sont aussi caractéristiques: ils ont un propodite globuleux et un dactylopodite très long et effilé (fig. B 10 et 11). Ils se distinguent nettement de ceux de *Danalia*. Ils ont d'ailleurs été très bien figurés par SARS (99, pl. 100, fig. 1, *p* 6 et *p* 7; p. 243), chez *L. pygmaea*. Il y a donc là, selon toute vraisemblance, un caractère générique.

Les remarques précédentes montrent que, dans le type très

uniforme de la larve cryptoniscienne, les caractères qui paraissent les plus utiles, au point de vue systématique, sont l'article basilaire de l'antennule, les épaulettes coxales et les péreiopodes, particulièrement les deux premiers et les deux derniers.

§ 3. Anatomie du mâle.

Je me contenterai de quelques remarques à cet égard: les travaux antérieurs, en particulier l'étude que Mesnil et moi (01) avons faite d'*Hemioniscus balani*, en ont fixé les traits généraux, d'ailleurs très uniformes.

Tégument. — L'ectoderme peut présenter des différences d'aspect considérables, suivant que l'individu est plus ou moins éloigné du début de la métamorphose. Il est d'abord mince: les cellules sont assez grandes et par suite les noyaux éloignés les uns des autres (pl. 26 fig. 3). Au contraire, quand la métamorphose va commencer, l'ectoderme prolifère abondamment, devient épais, les noyaux sont serrés les uns contre les autres (fig. 5, 9); ces variations se rencontrent surtout chez *Liriopsis* (fig. 21, 22).

Musculature. — Je n'entrerai pas dans le détail de la disposition des muscles, très nombreux en raison de la vie libre et de l'agilité de l'animal. Cette disposition doit être très analogue à ce qui existe dans les Isopodes normaux. A ce stade, le myoplasme est entouré d'une couche assez large de sarcoplasme; les noyaux, allongés suivant l'axe des fibres, offrent un réticulum chromatique délicat. Les muscles s'insèrent directement sur la cuticule. L'ectoderme paraît interrompu au niveau de leur insertion: des noyaux de cellules ectodermiques s'observent, refoulés assez profondément. Les rapports des muscles avec la cuticule chez les Arthropodes ont donné lieu, dans ces dernières années, à d'assez nombreuses recherches. Henneguy [1] a montré, chez divers types, que la partie par laquelle le muscle s'insère sur la cuticule résulte d'une transformation de cellules ectodermiques. La différenciation de nouveaux muscles, lors de la métamorphose s'accomplit d'une manière qui semble bien indiquer qu'il en est de même ici.

Système nerveux. — Il est très volumineux et se distingue bien sur des individus colorés *in toto*. En avant des gros ganglions cérébroïdes, se trouvent deux masses de cellules ganglionnaires (fig. 1) qui servent vraisemblablement à l'innervation de la touffe

[1] C. R. Assoc. Anat. 8. Réun. 1906 pag. 133.

de soies des antennules. Le collier œsophagien est très massif et la chaîne ventrale large, sans ganglions nettement individualisés. A ce stade, tous les noyaux des cellules nerveuses offrent un réticulum chromatique très fin (fig. 14). Les yeux ont un gros cristallin sphérique. La cupule oculaire est profonde: les noyaux des cellules rétiniennes sont disposés sur deux rangs. L'œil est enveloppé de pigment: le nerf optique est volumineux (v. fig. 1, 2, 12).

Tube digestif. — Le cône buccal et les maxilles pointues sont du type habituel chez les Épicarides. L'œsophage très mince s'élargit un peu au sortir du collier nerveux et se continue directement avec un sac large, le foie, qui se divise bientôt en deux tubes longitudinaux. Ces sacs hépatiques se présentent assez différemment suivant les genres. Chez le mâle des *Danalia*, ils sont peu élevés, écartés l'un de l'autre (fig. 3). Chez *Liriopsis* (fig. 21) et chez *Hemioniscus*, ils sont plus hauts et plus larges, se touchant à leur face interne. Leur épithélium présente comme d'ordinaire de nombreux cristaux.

L'intestin postérieur prend naissance au point où commence le sac hépatique. On le suit sans discontinuité sur toutes les coupes: mais il y a lieu de penser que son rôle au point de vue digestif est purement virtuel. C'est en effet un cordon extrêmement mince (*ip*, fig. 3, 4, 21), n'offrant souvent que deux ou trois cellules sur une coupe. Dans l'abdomen, il s'élargit et forme une assez grosse vésicule piriforme (fig. B, 1 et 8*r*), à la face externe de laquelle se dépose un abondant pigment: peut-être l'intestin terminal joue-t-il un rôle excréteur. Les sacs hépatiques sont, chez les Épicarides, à tous stades, la partie véritablement assimilatrice. La disposition décrite ci-dessus se retrouve sans modification chez *Hemioniscus* et doit être commune à tous les Cryptoniscidae.

Testicules. — Les testicules forment deux sacs, dorsaux par rapport aux sacs hépatiques, dans la moitié postérieure du thorax (*t*, fig. 3, 4 et fig. B 1). Chez *Danalia*, ils sont extrêmement volumineux, formant sur le vivant une large tache blanchâtre, bourrés de spermatozoïdes qui, après coloration, se présentent comme des bâtonnets chromatiques de 3 μ de longueur. La paroi épithéliale est mince: la spermatogénèse est entièrement achevée: elle a dû s'accomplir dans la période qui précède l'arrivée du mâle sur l'hôte: au contraire j'ai constaté, chez un mâle de *Bopyrus xiphias*, déjà sédentaire sur une femelle ayant pondu, que le testicule ne renfermait encore aucun spermatozoïde mûr. Chez

Danalia, la partie antérieure des testicules est souvent vide de spermatozoïdes et occupée par un liquide qui se coagule assez fortement et se colore légèrement en brun par l'hémalun. Les spermiductes sont très courts et à peine individualisés. On trouve déjà, à la face antéro-externe des testicules, quelques cellules représentant le début de l'ovaire.

Chez *Liriopsis*, les testicules occupent une place analogue (*t*, fig. 21), mais ils sont beaucoup moins gros, et difficiles à apercevoir sur le vivant. On les retrouve sur les coupes, mais souvent déjà à un état de régression avancée. Par contre, l'ébauche de l'ovaire est fréquemment fort prononcée. En réalité, dans ce type, la transformation de la glande sexuelle précède un peu la métamorphose externe.

Macrocytes. — J'applique ce nom à de très grosses cellules, qui ont frappé tous les observateurs, mais qui ont donné lieu à des interprétations erronées. Elles existent chez tous les Cryptonisciens, formant, au stade mâle, deux bandes latérales aux sacs hépatiques. Plus tard, elles sont dispersées irrégulièrement dans la cavité générale. BUCHHOLTZ (66) les avait appelées, sous cette forme, »Kittdrüsen«. FRAISSE (77) et KOSSMANN (84) les avaient prises pour des testicules. L'erreur du premier est formelle (pl. 14, f. 30). Le second donne des testicules du mâle proprement dit une description confuse et, pour les stades plus avancés, spécifie que les »Kittdrüsen« de BUCHHOLTZ sont un testicule en régression. MESNIL et moi (01) avons déjà rectifié ces erreurs. SMITH (06, p. 101—102, pl. 7, div. fig., *n*) donne à ces éléments le nom de »phagocytic cells« et les considère comme servant à la résorption du testicule, lors de la métamorphose. Nous verrons plus loin que cette interprétation est inexacte. Ces cellules jouent certainement un rôle très important dans le métabolisme de l'animal. Elles emmagasinent des réserves, les restituent plus tard, sécrètent peut-être des ferments: le nom que je leur donne fait allusion seulement à leur taille.

Leur noyau, de grandes dimensions, contient beaucoup de chromatine en fins granules et condensée aussi en nucléoles: il se divise toujours, pendant la phase mâle, par amitose: ces éléments sont ensuite presque toujours binucléés: ultérieurement il ne paraît plus y avoir de multiplication nucléaire; mais il se forme peut-être de nouveaux éléments de cette catégorie.

Chez les *Danalia*, ils offrent des caractères particuliers très instructifs. Au stade mâle, ils sont en effet surchargés de grosses

inclusions d'aspect vitelloïde (fig. 7*a*), qui sont résorbées rapidement au début de la métamorphose (fig. 7*b*, *c*). Chez *Liriopsis* et chez *Hemioniscus*, cette particularité ne se retrouve pas, ce qui tient probablement à la manière différente dont s'accomplit la transformation.

Les macrocytes se retrouvent chez les *Bopyrus*, quoique moins nombreuses et moins différenciées. Les corps graisseux de ces types doivent en tenir partiellement lieu.

Pour achever cette description de l'anatomie du mâle, signalons le cœur à la face dorsale de l'abdomen.

Chapitre 3. Métamorphose et phase femelle.

§ 1. Danalia.

a. Étude *in vivo*. Morphologie.

Les traits généraux des transformations des *Danalia* nous sont connus par le mémoire de FRAISSE (77). Plus récemment, SMITH les a vérifiés (06). La métamorphose, dans le genre *Cryptoniscus*, d'après ce qu'en a vu FRAISSE, doit être très analogue.

Le mâle, après des déplacements plus ou moins prolongés sur l'*Inachus*, se fixe en un point très variable: tantôt sur la surface de la Sacculine elle même, tantôt à sa base, le plus fréquemment sur l'*Inachus*. Tous les individus ainsi fixés n'atteignent pas l'état adulte: dans les élevages qui sont résumés plus loin, j'ai constaté en effet qu'un certain nombre s'arrêtaient après le début de la métamorphose. L'animal se cramponne à l'hôte par ses deux premières paires de péreiopodes qui sont courtes, fortes et crochues. A partir de ce moment, on peut le toucher, il ne se déplacera plus, quoiqu'il n'ait encore aucune soudure à l'hôte; mais il subit immédiatement des modifications internes considérables.

Elles se traduisent d'abord par une première mue très caractéristique (fig. C 1). Le tégument chitineux se détache en deux parties: une calotte antérieure, comprenant la région céphalique et l'anneau portant la première paire de péreiopodes d'une part, et de l'autre le reste du corps. Mais la deuxième paire de péreiopodes reste, tandis que tous les autres appendices sont définitivement rejetés. L'adhérence à l'hôte se fait par cette paire de péreiopodes. Toute trace d'annulation a disparu: l'animal se présente comme un petit sac (fig. C 2) cylindrique, mesurant 1,25 mm sur 400 μ. La région céphalique forme une bosse mamelonnée: les yeux ont

disparu ainsi que l'appareil buccal. A l'endroit de ce dernier, commence à faire saillie un prolongement tubulaire *tr*, qui va peu à peu s'allonger et percer la paroi du Crabe. La perforation ne paraît pas être mécanique; les pièces chitineuses de la bouche larvaire ont complètement disparu; il s'est formé cependant deux petits denticules nouveaux (fig. C 3'). Il doit se produire une action chimique. A Naples, en raison de l'abondance du matériel, il n'est pas très difficile de se procurer une série de stades assez complète. La trompe, *tr*, que l'animal forme ainsi, s'allonge d'abord en un tube droit (fig. C 3), qui n'atteint pas immédiatement la cavité générale du Crabe, mais en est séparé par une membrane. Puis, à l'extrémité, autour de la bouche, se différencient deux paires de lobes inégaux, de forme très constante (fig. C 4); la paire la plus petite est ventrale, la plus grande est dorsale; la bouche s'ouvre entre les deux. Cet appareil se trouve finalement dans la cavité générale du Crabe, au contact des racines de la Sacculine. Le rôle des prolongements péribuccaux[1] est vraisemblablement double: ils servent comme une ancre à fixer le parasite et peut-être aussi contribuent par osmose à la nutrition. Toutefois, cette dernière fonction

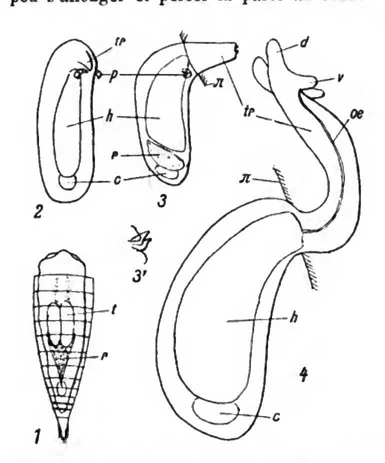


Fig. C. Métamorphose de *Danalia curvata*. 1. Individu au moment de la mue (G. 35); 2—3. individus ayant mué depuis peu (G. 35); 3'. denticules de la trompe de 3 (G. 140); 4. stade un peu plus avancé (G. 35).
t, testicules; *r*, vésicule rectale; *h*, foie; *c*, cœur; *p*, deuxième péreiopode; *tr*, trompe; *π*, paroi du Crabe; *œ*, œsophage; *d* et *v* lobes dorsaux et ventraux de la trompe.

[1] Kossmann considère ces prolongements comme représentant les antennes, mais cette assimilation ne repose sur aucune base et ne présente guère de vraisemblance.

est douteuse, étant donnée l'existence du tube digestif. Dans le genre *Cryptoniscus*, toute cette première partie de la métamorphose se passe de même; mais l'extrémité de la trompe se renfle en une masse globuleuse, au lieu de s'allonger en digitations; celles-ci y sont tout au plus vaguement indiquées (v. Fraisse 77, pl. 12 fig. 1; F. Müller 71, fig. 15). Si l'on étudie, sur le vivant, la trompe, au microscope, on y aperçoit l'œsophage et une série de très minces muscles longitudinaux: par leur contraction rhythmique, l'œsophage effectue de véritables pulsations assez rapides (environ une par seconde). Le parasite exerce donc une succion continue.

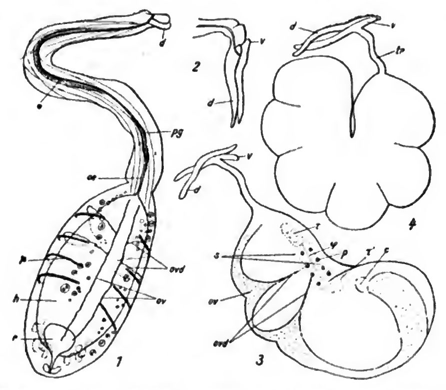


Fig. D. Métamorphose de *Danalia curvata*. 1. anatomie d'une jeune femelle vue dorsalement (G. 24); 2. extrémité de la trompe d'un stade plus avancé (G. 11); 3. femelle presque adulte, mais non recurbée en U, vue latéro-ventralement (G. 7); 4. femelle recourbée en U, de profil (G. 7).
h, foie; *r*, vésicule rectale; *ov*, ovaires; *ovd*, oviductes; *œ*, œsophage; *pg*, pigment; *n*, masse nerveuse; *d* et *v*, lobes dorsaux et ventraux de la trompe *tr*; *c*, cœur; *p*, papilles ventrales; *s* sillons longitudinaux, ébauches de la cavité incubatrice; τ, τ', lieu de formation des orifices terminaux de la chambre incubatrice; φ, emplacement de la future fente longitudinale médiane de cette chambre; μ, muscles nouveaux.

La trompe du Cryptoniscien représente une portion assez difficile à préciser de la région céphalique. Il est à peu près impossible de faire correspondre exactement les parties avant et après la métamorphose, aussi bien pour la fraction externe du parasite que pour la trompe. Les points de repère sont très rares (v. infra p. 614).

En tout cas, l'anneau portant le deuxième péreiopode est resté sûrement externe.

Dans sa partie extérieure, le *Danalia* forme un sac cylindrique qui va s'allonger, puis se recourber en U (fig. D). La surface, d'abord complètement lisse, porte, dans les stades avancés, quatre paires de petites protubérances ventrales (*p*, fig. D 3), qu'il me paraît difficile de considérer comme correspondant aux pattes depuis longtemps disparues. Le tégument chitineux offre aussi des lignes de renforcement, dont l'ensemble a été figuré par Fraisse. Cela détermine une vague annulation et répond d'ailleurs à une nécessité mécanique. La croissance est permise par une série de mues.

L'étude *in vivo* permet de reconnaître un certain nombre d'organes.

Organes génitaux. — La fixation se produit toujours avant que le testicule soit vidé: je suis même porté à croire que beaucoup de mâles se fixent, sans avoir fécondé de femelles. On distingue donc, pendant les premiers temps qui suivent la fixation, les deux taches blanches qui correspondent aux testicules: elles s'effacent peu à peu, la glande mâle étant résorbée par un processus que j'étudie plus loin. L'ovaire n'est visible qu'assez tard et forme alors deux cordons blanchâtres longitudinaux dans la région dorsale (*ov* fig. D 1). Ces cordons s'épaississent et se rejoignent; la bande blanche qui en résulte gagne progressivement sur les côtés. Les oviductes, au nombre de deux paires, sont visibles sous forme de deux lignes blanchâtres de chaque côté (*ovd* fig. D 1, 3). Ils s'ouvrent à la face ventrale: les indications de Fraisse à cet égard (77, p. 260, fig. 38) sont fausses. Smith les décrit sous le nom de spermathèques.

Dès le début de la fixation, le tube digestif subit un énorme accroissement: les sacs hépatiques se fusionnent (*h* fig. D 1), sont turgescents et occupent rapidement tout l'espace interne (cf. Smith 06, pl. 7 fig. 29). Leur couleur est d'un jaune rougeâtre. A l'extrémité postérieure, on retrouve la vésicule anale *r*, qui ne s'est pas modifiée et, près d'elle, le cœur *c*.

Jusqu'au moment de la ponte, la face ventrale ne présente aucun orifice, mais dès que la ponte a eu lieu (ce qui se reconnaît notamment à la couleur blanche uniforme de l'animal), il règne, sur la plus grande partie de la ligne médiane ventrale, une fente qui est l'entrée de la cavité incubatrice. Aux deux extrémités de cette fente et du côté de l'intérieur, se trouve un bouquet de filaments

ramifiés, déjà vus par FRAISSE. La cavité incubatrice occupe maintenant la presque totalité de l'animal: l'intestin est repoussé dorsalement et flétri. En réalité, l'animal ne se nourrit plus, une fois sa ponte effectuée: il se réduit véritablement au seul rôle de cavité incubatrice: des contractions de ses muscles assurent un courant d'eau qui aère les embryons. On voit des pulsations rhythmiques de cette cavité.

b. Durée de la croissance.

Nous n'avons pour ainsi dire aucun document, à l'heure actuelle, sur la durée de la croissance et de la vie des Épicarides. Cela ient à la rareté de la plupart de ces animaux, et à la difficulté de les observer de près pendant la vie ou de conserver leurs hôtes en captivité. La situation externe des *Danalia*, leur abondance à Naples et la facilité de conserver les *Inachus* en aquarium m'ont décidé à entreprendre des observations systématiques sur ce point.

Je n'ai pu recueillir de données sur les phases larvaires proprement dites, mais seulement sur les périodes qui suivent la fixation à l'*Inachus*. J'ai observé séparément et simultanément: 1º des individus depuis leur fixation jusqu'à leur ponte; 2º d'autres déjà adultes, de leur ponte à l'éclosion des embryons. La durée des diverses phases de la vie d'un animal en aquarium peut être assez différente de ce qu'elle est dans la nature, à cause du changement des conditions et en particulier de la nutrition. Mais ici il s'agit de parasites au second degré et le retentissement de ces conditions défavorables peut être supposé à priori assez faible, car il aura pour résultat immédiat d'épuiser l'hôte au profit du parasite. En outre, dans le cas particulier, les *Inachus* vivent très bien en captivité et il est facile de les nourrir. J'ai remarqué cependant que les individus parasités meurent plus vite que leurs congénères sains.

Mes observations ont été faites de la fin d'avril au milieu de juin. Chaque Crabe était l'objet d'une fiche spéciale et je les reconnaissais à des mutilations des appendices que je leur avais faites en les mettant en expérience (ablation du dactylopodite à une ou plusieurs pattes, ce qui permet, en y combinant les différences sexuelles, un nombre suffisant de combinaisons et est parfaitement supporté). Voici ce qui résulte de ces observations: 1º Les mâles restent mobiles sur les *Inachus* pendant plusieurs jours: ils quittent parfois un Crabe pour passer sur un autre. Cette phase est donc

bien encore libre. La mue dans laquelle ils perdent leurs appendices a lieu de 24 à 48 heures après la fixation.

2º La rapidité de la croissance offre des variations suivant les individus, probablement suivant que la position sur l'hôte est plus ou moins favorable: je l'ai vue très inégale sur deux *Danalia* fixés en même temps au même hôte (*ex*: tableau, No. 20). Voici quelques exemples de dimensions (longueurs en millimètres) observées sur une série d'individus, aux dates indiquées:

Dates	26 IV	28 IV	30 IV	7 V	20 V	22 V	26 V	5 VI	13 VI
Nos. des *Danalia*									
2	adulte, replié en U	(La ponte paraît imminente.)		(ponte effectuée)				(embryons très avancés; crabe mort)	
6	2			4	8,5	le Crabe meurt			
7	1 mue toute récente			2	4,5		8,5 recourbé	(le Crabe est mort)	
10	2,5				10		12 (adulte)		
13	(♂ libre)	(fixé)		(a mué)	2			6 (Crabe mort)	
16		(1 mue toute récente)	(le testicule n'est plus visible)	2	6,5		10,5		13 (adulte, recourbé)
20	(2 *Danalia* sur un même *Inachus*)		viennent de se fixer	ont mué (a (b	2 4		2,5 5,5	5 9	7 11 (recourbé)
23						5	6,5	10	adulte
28						2		8	
31						4		9	12 (adulte)

Il résulte de ces chiffres que la taille adulte est atteinte en 5 à 6 semaines et que le développement des œufs dure environ autant; la vie des *Danalia* sur les *Inachus* serait donc à peu près de deux à trois mois. Les différents résultats figurant dans le tableau ci-dessus sont fragmentaires, parce que presque tous ont été interrompus,

après plus ou moins de jours, par la mort du Crabe. Dans d'autres cas, le parasite, à un moment donné, a été amputé. Il s'est trouvé d'autres fois où le *Danalia*, après la première mue, n'a subi aucune croissance, sans doute parce qu'il était mal placé pour sa nutrition. Enfin ceux qui étaient arrivés à l'état adulte dans l'aquarium, n'ont pas pondu, probablement parce que, faute de la présence de mâles, ils n'ont pas été fécondés.

c. Étude anatomo-histologique.

D'une manière générale, les transformations internes des *Danalia* sont tout à fait parallèles à celles que Mesnil et moi (01) avons observées dans la métamorphose d'*Hemioniscus*. Mais elles ont une ampleur et un aspect particuliers, du fait de la régression de la partie antérieure, qui conservait chez *Hemioniscus* sa disposition larvaire inaltérée.

Passons en revue successivement les principaux organes.

Ectoderme. — Dès la fixation et probablement dans les derniers temps de la vie libre, l'ectoderme subit une prolifération très active (fig. 4, 5, 9) et devient un épithélium compact, à noyaux très serrés, chromophiles, avec karyokinèses nombreuses indiquant une prolifération rapide. A l'endroit des insertions musculaires, l'ectoderme prolifère en les contournant et en s'enfonçant, laissant ainsi momentanément extérieures les extrémités périphériques des muscles (cf., fig. 22, *Liriopsis*). La prolifération ectodermique est particulièrement active dans la région céphalique et autour de la bouche. Elle est la préparation à la mue.

Musculature. — La musculature du mâle subit, après la fixation, une histolyse considérable et probablement même complète. Elle est corrélative de la disparition des anneaux et des appendices. Le mécanisme de cette histolyse est difficile à saisir avec précision. Sur des mâles fixés très récemment, où les modifications des organes sont à peine ébauchées, on constate, dans la plupart des muscles, une dégénérescence des noyaux: les dimensions de ceux-ci sont réduites, leur contenu se colore d'une façon compacte, la forme des fibres et des faisceaux n'est pas altérée. Un peu plus tard, mais encore avant la mue, les masses musculaires de la tête et des premiers anneaux thoraciques se montrent libres dans la cavité générale, sous forme de gros sarcolytes gonflés: leurs noyaux sont maintenant à l'état de petites masses en pycnose (fig. 8, 9, σ). Il y a, au moment de la mue et pendant la croissance de la trompe,

une assez grosse accumulation de ces sarcolytes libres dans la région antérieure: la régression des muscles dans les anneaux suivants est moins brusque. Au voisinage de ces sarcolytes, ou accolés à eux, il n'est pas rare de voir des amœbocytes, qui sont très probablement des phagocytes (fig. 8, *ph*?): on trouve aussi un certain nombre de sarcolytes englobés par ces phagocytes (fig. 11). La disparition des muscles larvaires est donc due à un phénomène phagocytaire, mais l'intervention de la phagocytose ne paraît pas être le processus initial de la régression. Quant à la destinée définitive des matériaux englobés par les phagocytes, je n'ai pu la décider d'une manière absolument sûre; dans la région où étaient accumulés les sarcolytes, on observe pendant assez longtemps une agglomération notable de masses pigmentaires: elle provient en partie de la régression des yeux, que nous verrons plus loin, mais elle doit aussi, pour une part, représenter les muscles disparus: il est à remarquer du reste que, chez *Danalia*, il y a toujours accumulation de pigment dans les points où il y a eu histolyse; quelquefois on voit, dans le même phagocyte, à la fois du pigment et des sarcolytes (fig. 8).

A côté des phénomènes d'histolyse musculaire précédents, on assiste à une histogénèse non moins ample. Il se reconstitue en effet à ce moment, toute une nouvelle musculature, qui attire immédiatement l'attention sur les coupes. Ces muscles en formation se présentent sous forme de piliers, dont la surface est littéralement couverte de noyaux serrés les uns contre les autres (μ fig. 5, 6, 8, 9; fig. 10). Ces noyaux se multiplient certainement avec rapidité et cependant on n'aperçoit aucune karyokinèse: la prolifération nucléaire se fait probablement par division directe, peut-être même par division multiple, rappelant celle que PÉREZ a rencontrée dans des circonstances analogues, pour l'histogénèse des muscles imaginaux des Insectes (Muscides, Fourmis). Le myoplasme de ces nouveaux muscles a beaucoup d'affinité pour l'hémalun, ce qui permet de les distinguer immédiatement des anciens. Cette histogénèse est très précoce et très rapide. Elle débute aussitôt la fixation et marche très vite. On peut distinguer deux principaux groupes de muscles qui se forment alors: dans la région céphalique, juste au dessous de l'ectoderme, dorsalement, de part et d'autre de la ligne médiane, quatre paires de muscles longitudinaux (μ fig. 5 et 8), ce seront les muscles de la trompe, ceux qui assureront les pulsations de l'œsophage: en arrière, se montrent quatre paires de muscles dorsaux-ventraux, qui sont les plus apparents sur le jeune *Danalia* méta-

morphosé (μ fig. D 1). Ces nouveaux muscles s'arrêtent à la face interne de l'ectoderme qui est parfaitement continu, conformément à l'opinion d'Henneguy. Un peu plus tard, on voit les noyaux des cellules ectodermiques s'écarter à cet endroit et les fibrilles atteignent la cuticule chitineuse.

Système nerveux. — Il est le siège d'une histolyse très rapide et très complète. Elle se manifeste d'abord par une pycnose des noyaux (fig. 15) qui, chez le mâle, avaient un réticulum chromatique très délicat (fig. 14). Cette dégénérescence atteint en premier lieu les portions dorsales par rapport à l'œsophage et la partie postérieure de la chaîne ventrale: elle ne touche guère la partie initiale de celle-ci. Avant même que la mue se soit effectuée, ces transformations sont accomplies. Dans la région céphalique, la substance fibrillaire des ganglions est disloquée et on remarque à son intérieur des noyaux en bon état, que j'interprète comme appartenant à des phagocytes. Les noyaux en pycnose se retrouvent, pendant assez longtemps, libres dans la cavité générale (γ fig. 8): je n'ai rien noté de positif quant à leur disparition.

La régression des yeux a lieu en même temps que celle du système nerveux.

Les cupules optiques (fig. 12) sont rétractées à l'intérieur de la tête. On voit les cellules qui les composent se dissocier, les noyaux subir la pycnose (fig. 13) et on les retrouve longtemps à cet état. Le pigment de la face postérieure de l'œil subsiste à l'état de masse plus ou moins compacte, au voisinage des sarcolytes et des résidus de leur transformation; ce pigment est englobé par des phagocytes (fig. 13). Probablement d'ailleurs, toutes les masses pigmentaires ainsi constituées ne proviennent pas des yeux, mais de la transformations de tissus phagocytés. Il ne subsiste donc du système nerveux qu'une partie de la chaîne ventrale: nous la retrouverons plus loin.

Tube digestif. — Les modifications du tube digestif, lors de la métamorphose, sont non moins considérables que pour les organes précédents. Les stylets chitineux de l'appareil buccal du mâle sont rejetés à la première mue après la fixation. L'ectoderme prolifère abondamment au voisinage de la bouche et celle-ci devient tout à fait antérieure: dans l'œsophage, on note de nombreuses karyokinèses, indiquant un allongement rapide pour former la trompe. Quant aux sacs hépatiques, ils subissent immédiatement un accroissement considérable comme le montre la place qu'ils occupent maintenant sur les coupes (fig. 4). Ils se fusionnent en une cavité unique

(fig. 6): la paroi est constituée par de grandes cellules à noyau lobé et toujours riches en cristaux. L'intestin postérieur ne participe pas à cette croissance: sa continuité avec l'intestin moyen est rompue et la vésicule anale subsiste isolée. Le tube digestif proprement dit est donc aveugle. Au point de vue physiologique, il devait déjà en être de même aux stades larvaires.

Les macrocytes, pendant la métamorphose, ont perdu toutes les réserves dont elles étaient chargées et offrent maintenant un protoplasma granuleux, sans inclusions (fig. 7*c*). Ce sont évidemment ces réserves qui ont fourni les matériaux pour toutes les transformations précédentes: l'animal ne peut en effet rien ingérer, à cause de la régression de ses pièces buccales, tant que ses relations définitives avec l'hôte ne sont pas établies. Il y a là une particularité spéciale aux *Danalia* et qui explique la structure des macrocytes au stade mâle. Par la croissance des sacs hépatiques, elles sont refoulées peu à peu dorsalement.

Appareil génital. Les testicules, au moment où l'animal se fixe, sont presque toujours encore gonflés de spermatozoïdes. Leur paroi est, comme je l'ai dit, assez mince et sur son bord supéro-interne, on aperçoit déjà deux bandes de cellules qui sont le début de l'ovaire (*ov*, fig. 4, 6, 17). La résorption des spermatozoïdes commence immédiatement. Elle se traduit d'abord par une agglutination en petites masses à la périphérie (fig. 4). Puis la paroi devient graduellement épaisse, les cellules présentent un contenu vacuolaire très clair, dans lequel sont des paquets de spermatozoïdes plus ou moins nombreux (fig. 16). Il semble donc bien que ce soient les éléments pariétaux mêmes du testicule qui effectuent la destruction phagocytaire de son contenu: il est cependant impossible d'affirmer qu'aucune cellule étrangère ne se joint à eux, par exemple des amœbocytes. Mais en tout cas, ils ne passeraient pas dans la cavité même du testicule, où l'on ne voit rigoureusement aucun élément autre que les spermatozoïdes, non agglutinés en général, et ceux-ci disparaissent par une fonte sur place. Le processus gagne graduellement vers le centre de l'organe, de sorte que la paroi, tout en s'affaissant, devient de plus en plus épaisse. On retrouve quelques derniers spermatozoïdes, dans les cellules pariétales claires, longtemps encore après la métamorphose (fig. 17). Ces faits correspondent exactement à ceux que Mesnil et moi (01) avons déjà décrits chez *Hemioniscus*. Smith (06) attribue la résorption des spermatozoïdes à l'action des macrocytes, qu'il appelle »phagocytic

cells«. Sur ce point, je suis en désaccord formel avec lui. Les macrocytes restent toujours extérieures au testicule et ne pourraient avoir sur lui qu'une action à distance dont on ne voit aucune preuve. En tout cas, jamais elles ne renferment de spermatozoïdes. Il n'y a donc aucun fait positif, en faveur de leur rôle phagocytaire. Dès les premiers temps qui suivent la fixation, avant même la mue, se forment les deux paires d'oviductes, comme chez *Hemioniscus*, par deux paires d'invaginations ectodermiques ventrales (cf. *Liriopsis*, fig. 22 *ovd*) qui se portent très rapidement, par les côtés, vers la ligne médiane dorsale, où se fait le raccordement avec les ovaires. Ce raccordement s'effectue d'abord par l'intermédiaire de ce qui subsiste du testicule: la continuité s'établit ensuite.

Le tableau p. 608 montre que l'ensemble des transformations précédentes s'accomplit en un laps de temps de huit à douze jours.

D'après ce qui précède, on voit que les *Danalia* offrent un exemple remarquable, pour l'ampleur des phénomènes d'histolyse. Je regrette de n'avoir pu en élucider plus complètement le mécanisme: autant que j'ai pu en juger, la phagocytose y joue un grand rôle, mais les phagocytes n'interviennent pas d'une façon primitive, au moins pour certaines catégories d'organes, telles que les muscles. Les résidus finaux de ces transformations paraissent être des masses pigmentaires qui s'observent dans les points où il y a eu destruction, assez longtemps après. J'ai le désir, si les circonstances me le permettent, de reprendre sur de nouveaux matériaux l'étude de ces transformations.

d. Croissance de la femelle et état adulte.

Les transformations qui remanient complètement l'organisation des *Danalia* peuvent être considérées comme terminées quand la portion externe mesure environ deux millimètres de longueur, c'est à dire, à peu près huit à dix jours après la fixation. Il ne reste de nouvel organe à acquérir que la cavité incubatrice, qui apparaît tard. Il suffira donc de quelques remarques.

Le système nerveux est peut-être l'organe qui offre les faits les plus intéressants. Sur des femelles dont la métamorphose vient de s'achever, on trouve une portion de chaîne nerveuse ventrale, à hauteur de la partie postérieure de l'œsophage: en avant et en arrière, tout a été histolysé. A un stade un peu plus avancé, on y trouve des karyokinèses, témoignant d'une réorganisation.

Chez de jeunes femelles mesurant deux à trois millimètres (non

compris la trompe), cette chaîne est localisée dans la moitié postérieure de la trompe (*n* fig. D 1 et fig. 18, 19). Elle y forme un cordon allongé, plus étroit que l'ancienne chaîne de la larve, allant en s'effilant aux extrémités et se terminant, en arrière, nettement en avant du sac hépatique. Je n'ai pu trouver aucune masse nerveuse qui fût dorsale par rapport à l'œsophage et qui constituât des ganglions cérébroïdes.

Sur les individus adultes ou sub-adultes, la chaîne nerveuse est placée bien plus en arrière: on n'en trouve plus trace sur les coupes de la trompe, et, au contraire, elle existe à hauteur de la portion antérieure du sac hépatique: elle a d'ailleurs notablement augmenté de diamètre.

Ces changements de position sont, à mon avis, très intéressants: ils ne tiennent évidemment pas à un déplacement actif de la chaîne nerveuse, mais à des différences de croissance des parties de l'animal et aussi, sans doute, à une résorption de l'extrémité antérieure de la chaîne. Cela montre en outre combien il est difficile de faire correspondre les parties avant et après la métamorphose: on aurait pu supposer que le système nerveux offrirait de bons repères et on voit qu'il n'en est rien. Le cheminement de la masse nerveuse en arrière est sans doute en corrélation avec le fait que, dès la ponte des œufs, les fonctions de l'animal se réduisent à la ventilation de la cavité incubatrice, par des contractions musculaires rhythmiques: le système nerveux se trouve rapproché de la partie active de l'organisme à cette période.

Au point de vue de la morphologie générale, la forme de la régression du système nerveux me paraît aussi surprenante. On est habitué à voir le parasitisme amener une régression de cet organe, mais ce sont toujours les ganglions cérébroïdes qui persistent en dernier lieu. Au contraire, ici, nous les voyons disparaître complètement, tandis qu'une partie des centres ventraux subsiste. Le fait est en lui même indiscutable, il a été constaté sur de nombreux individus à divers stades; cela montre, une fois de plus, combien le groupe des Épicarides est intéressant au point de vue général, par la variété des transformations qu'il présente, suivant la façon dont le parasite s'adapte à l'hôte.

Sur de très jeunes femelles, on observe, vers le milieu de la longueur du cordon nerveux et étroitement uni à lui, deux vésicules (fig. 18 et 19, *v*); plus tard, sur des adultes, on trouve, de chaque côté de la chaîne nerveuse, une masse de tissu qui

parait en provenir. La signification de ces productions reste obscure.

Passons aux autres organes.

Le tube digestif ne subit que des modifications de croissance. Le sac hépatique occupe bientôt la presque totalité du volume de l'animal et est turgide; les cellules qui le constituent sont grandes, renferment de nombreux cristaux, leurs noyaux sont profondément lobés: son développement considérable rejette vers la face ventrale le cœur et la vésicule anale. Autour de l'anus, viennent déboucher des tubes assez longs, formés par un épithélium à cellules grandes et élevées et qui se sont formés tardivement (fig. 20). Je ne vois pas quelle est la signification de cet organe.

Les macrocytes sont maintenant dispersées sans ordre. Je ne crois pas qu'on puisse les considérer comme en dégénérescence ainsi que le fait Smith. Elles ne paraissent pas se multiplier mais elles subsistent.

J'ai signalé les changements d'aspect de l'ovaire *in vivo*. Au point de vue histologique, il forme deux cordons dont les éléments, au début, sont très petits et ont beaucoup d'affinité pour l'hémalun: ils se multiplient avec beaucoup de synchronisme: on les trouve simultanément en division. Au bout d'un certain temps, autour de chaque ovule, se distinguent un certain nombre de cellules folliculaires. A partir de ce moment, les ovules grossissent: le noyau ne forme jamais une vésicule germinative volumineuse et se flétrit d'assez bonne heure, pendant que le vitellus se dépose sous forme de sphérules relativement très grosses: en même temps, les cordons ovariens s'allongent et se replient, ils arrivent finalement à former une masse dorsale continue.

Les oviductes ont un épithélium élevé: dans leur lumière, se trouve, sur les coupes, un coagulum assez dense. Conformément aux observations de Kossmann, la fécondation se produit assez tard et doit précéder d'assez peu la ponte. Les spermatozoïdes sont en masse compacte.

Cavité incubatrice. — L'étude de la formation de la cavité incubatrice était un des points que je m'étais spécialement proposé d'étudier. Elle se présente, en effet, d'une façon tout à fait particulière dans les Cryptoniscinae et réclamerait, chez les diverses familles, une étude soignée. Tandis que, chez les Bopyrinae, elle est constituée par des lamelles dépendant des appendices et comparables aux oostégites des Isopodes libres, chez les Cryptoniscinae, ces lamel-

les ne paraissent pas exister. Peut-être sont-elles encore représentées à l'état rudimentaire chez les Podasconidae, d'après ce qu'ont vu GIARD & BONNIER (95); mais, pour une interprétation sûre, il faudrait des matériaux plus abondants et plus jeunes que n'en ont eu ces auteurs. Il en est de même pour les Cabiropsidae, et aussi pour les Cyproniscidae et les Asconiscidae, tous types dont on n'a eu jusqu'ici que très peu d'exemplaires. La question est plus avancée pour les Hemioniscidae et les Liriopsidae. La formation de la cavité incubatrice d'*Hemioniscus* a été étudiée par BUCHHOLTZ (66) et par KOSSMANN (84). MESNIL et moi (01) avons repris cette question et rectifié les résultats des auteurs précédents. Nous avons établi que la cavité incubatrice d'*Hemioniscus* (qui, par une exception tout à fait surprenante, est complètement close) se forme aux dépens d'un épaississement plein de l'ectoderme ventral: elle se creuse ensuite par une sorte de délamination ou d'invagination rudimentaire (cf. 01, p. 338—340, pl. 18 fig. 50—68). Les orifices des deux paires d'oviductes, d'abord externes, se trouvent englobés dans la cavité.

Chez les Liriopsidae et les Crinoniscidae, la cavité incubatrice communique avec le dehors par une fente ventrale médiane et, à l'intérieur, aux deux extrémités, existe (chez les Liriopsidae) un faisceau de digitations ramifiées décrit par FRAISSE (77): un courant d'eau très actif y est entretenu pour l'aération des embryons, par la contraction de muscles spéciaux. FRAISSE avait fait la grosse erreur de regarder cette cavité incubatrice comme étant la cavité générale: cette erreur a été d'ailleurs relevée par KOSSMANN (84, p. 466) qui a, en outre, donné une description précise du développement de la cavité incubatrice. Je tenais à la vérifier, ayant antérieurement trouvé pour *Hemioniscus* des résultats un peu différents de ceux de cet auteur. J'indique immédiatement que mes observations sont, dans leurs grands traits, d'accord avec celles de KOSSMANN.

La formation de la cavité incubatrice passe inaperçue, parce qu'elle se fait sous la cuticule chitineuse: elle est achevée quand se produit la dernière mue. Elle débute tard, quand le *Danalia* commence à prendre la forme en U. A ce moment, on distingue, à la face ventrale, quatre paires de papilles saillantes (*p* fig. D 3), sur deux de ces paires débouchent les oviductes, et c'est à ce moment que se produit la fécondation.

Le développement de la cavité incubatrice doit être étudié sur des coupes transversales. Il se produit d'abord une modification

de l'ectoderme, autour des papilles sur lesquelles débouchent les oviductes: l'épithélium devient cylindrique et élevé: au bord latéral de cette portion ainsi modifiée, se dessine un sillon longitudinal (*s* fig. E 5) qui va s'étendre. Peu après le début de cette différenciation, il s'en fait une analogue, sur une assez large plage ventrale médiane, en arrière de la ligne des orifices des oviductes postérieurs. L'ectoderme s'épaissit (fig. E 1), prolifère activement, présente beaucoup de karyokinèses. Il ne tarde pas à se festonner (fig. E 2). Les bords latéraux de la région épaissie dessinent deux sillons longitudinaux qui se dirigent antérieurement, vont se raccorder avec ceux, *s*, qui étaient ébauchés contre les oviductes et se poursuivent en avant.

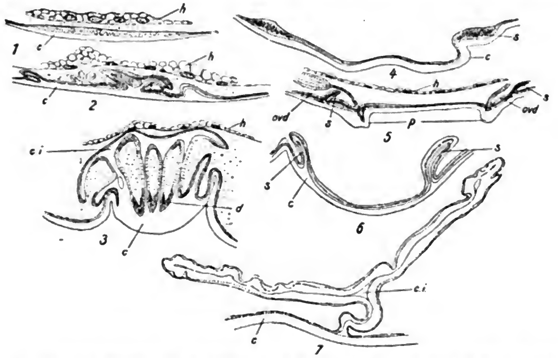


Fig. E. Développement de la chambre incubatrice de *Danalia curvata* (coupes transversales de la paroi ventrale). 1. épaississement ectodermique, médian, dans la région où se formera l'orifice postérieur (G. 65); 2. même formation, stade plus avancé (G. 65); 3. id. stade assez avancé (G. 65); 4. épaississements latéraux de l'ectoderme (G. 65); 5. coupe passant par l'extrémité de deux oviductes (G. 65); 6. sillons latéraux, stade plus avancé (G. 65); 7. stade avancé (G. 65), les deux sillons se sont rejoints sur la ligne médiane.
c, cuticule; *d*, premières digitations internes de l'orifice postérieur; *ci*, début de la cavité incubatrice; *h*, paroi du sac hépatique; *ovd*, oviducte; *p*, papilles ventrales; *s*, sillons latéraux.

De même, mais avec un retard notable, se forme, à peu près à hauteur du point où s'arrête le système nerveux, un autre centre de prolifération ectodermique ventral et médian, qui se comporte comme le postérieur. Il se forme donc deux plastrons ectodermiques ventraux, antérieur et postérieur (*rr* fig. D 3), réunis par deux sillons latéraux (*s* fig. D 3). Ils se développent alors rapidement. Les festons sigalés plus haut s'approfondissent et devien-

nent autant de lobes allongés en digitations (*d* fig. E 3), qui, ultérieurement, se ramifieront: sous eux, existe maintenant une cavité *ci*, formée par l'ectoderme: les bords latéraux de la zone proliférante tendent à recouvrir les festons et marchent à la rencontre l'un de l'autre: ces bords ainsi modifiés se continuent par les sillons latéraux; ceux-ci se sont beaucoup approfondis et se sont rapprochés l'un de l'autre (*s*, fig. E 6) et de la ligne médiane: il semble que l'ectoderme médian ventral soit progressivement attiré dans ces sillons dont il forme la paroi médiale. Les deux sillons arrivent ainsi au contact sur la ligne médiane (fig. E 7). Pendant ce temps, la cavité qui s'est formée sous les digitations décrites ci-dessus, s'est étendue, elle se continue avec celle des sillons: c'est la cavité incubatrice *ci*, dont toutes les parties ébauchées indépendamment se sont rejointes. Elle s'ouvre à ses extrémités antérieure et postérieure par un orifice médian, sous lequel se trouve un bouquet de digitations ramifiées *d*, qui constitueront un crible empêchant les embryons de sortir. D'un orifice à l'autre, s'étend une mince fente médian e presque invisible (*q* fig. D 3) La cavité elle-même, d'abord aplatie et localisée ventralement, va pousser des diverticules dorsaux. Les oviductes s'ouvrent maintenant à son intérieur[1]: leurs orifices se sont trouvés compris entre les sillons: les œufs, lors de la ponte, arrivent donc directement dans la cavité incubatrice. Celle-ci se distend alors et occupe tout le volume de l'animal, refoulant dorsalement le sac hépatique qui a perdu toute turgescence. Tout ce développement s'est effectué sous la cuticule *C* et passe ainsi inaperçu à l'examen *in vivo*.

Des muscles puissants se sont différenciés, qui provoquent des contractions rhythmiques de tout l'animal et assurent ainsi, dans la cavité incubatrice, un courant d'eau aérant les embryons. Les bords de la fente médiane restent intimement adhérents, pendant tout le développement des œufs. Ils s'écartent quand les larves sont mûres, probablement par la distension interne produite. Après l'émission des larves, le *Danalia* est réduit à une simple enveloppe qui se flétrit et ne doit pas tarder à être amputée par le Crabe.

J'indique immédiatement que tout ce qui concerne la cavité incubatrice se passe absolument de la même façon chez *Liriopsis*. Les figures que Pérez (00) donne de *Crinoniscus* laissent supposer, avec une pleine vraisemblance, que les processus y sont aussi les mêmes.

Si l'on compare la description ci-dessus à celle que Mesnil et

[1] Ce sont eux que Smith (06, p. 103) appelle les spermathèques. La partie ramifiée qu'il leur décrit est le début de la cavité incubatrice.

moi (01) avons donnée pour *Hemioniscus*, on est amené à conclure que, chez cet Épicaride, on est en présence d'un processus abrégé et réduit: il semble en effet évident que l'épaississement ectodermique ventral unique, aux dépens duquel se forme toute la cavité incubatrice, représente tout l'appareil décrit ici. Il y a délamination d'une masse pleine, mais non formation de sillons. Comme cette cavité reste close, il ne se produit pas de touffes de digitations pour retenir les embryons. C'est évidemment un état secondaire, que permet d'interpréter la connaissance du développement de l'organe chez les Liriopsidae.

§ 2. Liriopsis.

a. Étude *in vivo*.

J'ai étudié ci-dessus comparativement les deux genres *Danalia* et *Liriopsis* jusqu'au stade mâle inclus: reprenons donc l'histoire de *Liriopsis* à la métamorphose. Celle-ci se produit dans des conditions très différentes des *Danalia*. Elle est beaucoup plus graduelle. Nous en avons une preuve dans le fait que les transformations internes des organes génitaux sont très avancées, avant que l'animal ait subi aucune modification extérieure. Sur certains individus à aspect de mâle cryptoniscien, trouvés mobiles dans la cavité palléale du *Peltogaster* et étudiés en coupes sériées, on ne trouve que très difficilement trace de quelques spermatozoïdes en dégénérescence et, par contre, l'ébauche de l'ovaire est déjà très différenciée.

La métamorphose s'accomplit à l'intérieur de la cavité palléale de l'hôte. Nous verrons que l'on y trouve les différents stades libres comme les mâles. Je dois dire cependant que, plusieurs fois, il m'est arrivé de rencontrer des individus à faciès de mâle, ou venant de subir la mue par laquelle tombent les appendices, logés dans l'épaisseur même de la paroi du manteau du *Peltogaster*. En particulier, ce cas s'est présenté plusieurs fois sur des *Peltogaster* qui portaient ou avaient porté un *Liriopsis* adulte, et le jeune était logé dans la paroi palléale de l'hôte (fig. F 1, 2), au voisinage immédiat de l'orifice percé par le gros individu. Il est vraisemblable de supposer que le jeune *Liriopsis* ainsi placé est celui qui a fécondé la grosse femelle. La situation intra-pariétale de ces individus n'est évidemment pas un hasard et, jusqu'à preuve du contraire, on doit supposer qu'elle est normale. Comme les stades qui suivent sont libres dans la cavité palléale, il en résul-

terait que la forme cryptoniscienne, au moment de se métamorphoser, pénétrerait dans l'épaisseur même du manteau et retomberait dans la cavité palléale, une fois sa mue effectuée.

Les stades intra-palléaux libres sont rares, au moins à l'époque de mes observations (avril-juin): je n'en ai trouvé que 9, sur près de 1000 Pagures porteurs de *Peltogaster* et malheureusement, comme rien ne les signale de l'extérieur, deux d'entre eux ont été dilacérés, à l'ouverture du manteau de l'hôte.

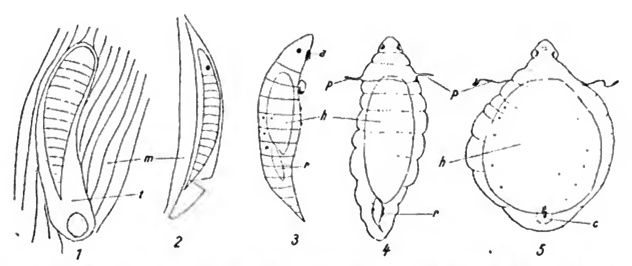


Fig. F. Métamorphose de *Liriopsis monophthalma*. 1. Stade précédant la mue qui termine la phase mâle et logé dans l'épaisseur de la paroi du manteau du *Peltogaster* (de dos); 2. même stade, de profil (la paroi palléale du *Peltogaster* en coupe optique; le parasite paraît avoir pénétré ici par l'extérieur); *t*, trajet pratiqué par le parasite dans la paroi palléale de l'hôte; *m*, muscles du manteau du *Peltogaster*; 3.—5. très jeunes femelles, libres dans la cavité incubatrice du *Peltogaster*; 3. immédiatement après la mue terminale de la phase mâle; 4.—5. un peu plus tard.
a, antennule; *c*, cœur; *h*, sac hépatique; *p*, deuxième péreiopode; *r*, vésicule rectale (G. 23).

Le premier individu que j'ai rencontré était le plus avancé (fig. G 3). Il formait une masse piriforme rouge brique, comme les œufs du *Peltogaster* et mesurant 4,3 mm sur 4 mm de largeur maximum. Il occupait le fond de la cavité palléale de l'hôte et adhérait à la paroi, assez faiblement d'ailleurs, par son extrémité buccale, comme le montra l'examen ultérieur. A l'extrémité opposée au point de fixation, on voit battre le cœur *c*; au voisinage du cœur, une petite masse blanchâtre pigmentaire *r* indique la vésicule anale. La masse entière du corps est rouge brique: elle est formée par le sac hépatique distendu et turgide. Sur la face dorsale, deux traînées blanchâtres *m*, convergeant vers l'extrémité antérieure pointue, sont formées par les macrocytes. Entre elles, dans la région antérieure, on distingue l'ovaire *ov* et une des deux paires

d'oviductes. L'ovaire est remarquablement petit, il ne s'est nullement développé pendant la période de croissance écoulée. La partie antérieure est annelée: les anneaux sont faiblement délimités: sur l'antérieur *t*, qui est la tête, on distingue deux masses pigmentaires, correspondant en partie aux débris des yeux.

Ce stade qui correspond à peu près à la fin de la phase intrapalléale, se rattache bien à la forme cryptoniscienne par la série que je vais brièvement décrire dans l'ordre d'âge croissant.

J'ai rencontré, libre, dans la cavité palléale, un exemplaire qui avait la taille et la forme générale du mâle (fig. F 3) mais ne portait plus, comme appendices, que les antennules et une paire de péreiopodes (la deuxième, autant que j'ai pu préciser). Les derniers segments thoraciques étaient légèrement distendus par le gonflement des sacs hépatiques *h* à cette hauteur. La région abdominale était encore nettement pointue mais apode. Les segments étaient encore bien distincts. C'est donc dès ce stade très précoce que l'animal redevient libre. Remarquons que la région céphalique est conservée avec sa forme.

J'ai observé ensuite des individus mesurant respectivement $\frac{1{,}6\text{ mm}}{0{,}55\text{ mm}}$ (fig. F 4), $\frac{1{,}6\text{ mm}}{1{,}2\text{ mm}}$ (fig. F 5), $\frac{2{,}5\text{ mm}}{2\text{ mm}}$ (fig. G 2), qui montrent le passage du stade précédent au plus avancé.

Les plus jeunes sont vermiformes et rappellent, par leur faciès, une larve de Diptère. Tout le corps est annelé, mais le tégument est mou. On observe des contractions péristaltiques d'un bout à l'autre de l'animal. La tête a conservé sa forme générale, on y voit, à la place des yeux, deux masses irrégulières de pigment: le cristallin disparaît toutefois bientôt. Il n'y a plus d'antennules. L'appareil buccal a conservé sa forme, mais les pièces chitineuses n'existent plus. Il reste une paire de péreiopodes (fig. F 4, 5), qui, d'après les stades antérieurs, doit être la deuxième: mais ils ne sont plus articulés et, sur les individus avancés, ont l'aspect de moignons qui finissent par se détacher. Les deux sacs hépatiques de la larve se sont fusionnés sur la presque totalité de leur longueur: ils forment une masse rouge brique *h*, qui prend de plus en plus d'importance.

La forme de l'individu, d'abord cylindrique, devient globuleuse et l'importance relative de la tête va en diminuant, mais la région céphalique garde toujours ses caractères distinctifs très nets. L'annulation se conserve surtout pour les segments antérieurs: elle est

beaucoup moins marquée dans le reste du corps, quoique n'ayant pas disparu. Le sac hépatique envoie latéralement des diverticules peu étendus (fig. G 2); à son extrémité postérieure il est bifide.

D'après cela, la métamorphose du genre *Liriopsis* rappelle celle des *Danalia*, en ce qui concerne les appendices, en particulier, par la persistance momentanée de la deuxième paire de péreiopodes, mais nous ne trouvons rien de comparable à la transformation de la région céphalique de *Danalia*: ici, la forme de la tête change à

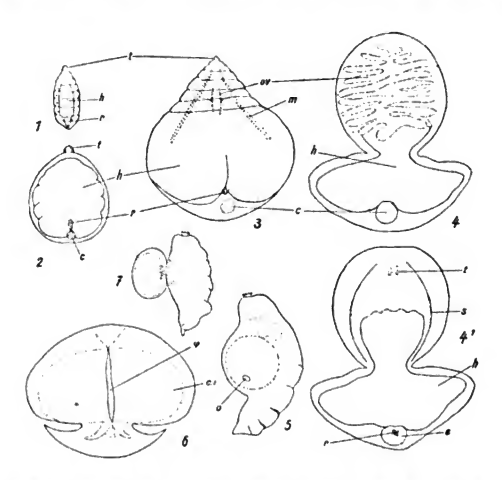


Fig. G. Métamorphose de *Liriopsis monophthalma* (suite). 1. Stade analogue à la fig. F 4; 2.—3. stades plus avancés; 4.—4'. individu (faces dorsale et ventrale) ayant atteint la forme définitive et encore intra-palléal; il est représenté en place dans le *Peltogaster* 5; 5. *o*. orifice par où sortira la région antérieure du *Liriopsis*; 6. *Liriopsis* adulte (face ventrale) après sa ponte; 7. un *Peltogaster* portant un *Liriopsis* adulte. [G. (1—4 et 6) = 7; (5) = 2,5; (7) = 3,5]
c, cœur; *ci*, cavité incubatrice; *q*, fente de celle-ci; *h*, sac hépatique; *m*, macrocytes; *ov*, ovaires; *r*, vésicule rectale; *s*, sillons latéraux; *t*, tête.

peine et l'on peut prévoir que les modifications anatomiques internes seront aussi moins importantes. Au point de vue des relations avec l'hôte, la particularité la plus singulière est ce stade trouvé dans l'épaisseur même de la paroi palléale, que je crois ne pouvoir écarter, l'ayant constaté plusieurs fois, mais qui est très court. Ensuite le parasite adhère légèrement à son hôte par la région buccale, en

des points variables de la face interne du manteau et opère évidemment une succion continue du liquide circulant dans les lacunes sanguines. Les substances ainsi ingérées s'accumulent en grande partie dans la cavité du sac hépatique, pour n'être vraiment assimilées qu'ensuite. On remarquera que l'ovaire ne subit aucun développement appréciable, pendant la phase de croissance proprement dite (cf. fig. G 3).

Quand l'animal a ainsi atteint une taille qui ne diffère pas beaucoup de celle de l'adulte, il subit un changement de forme considérable et probablement assez rapide. Il était piriforme, sa tête occupant le sommet (fig. G 3). La partie antérieure, jusqu'à un niveau qui doit correspondre environ au début de l'abdomen, devient à peu près sphérique, avec un certain aplatissement dorso-ventral: un étranglement très prononcé sépare cette première portion de la postérieure qui prend un contour triangulaire (fig. G 4, 4′). Cette transformation s'opère à l'intérieur du manteau du *Peltogaster*. J'ai trouvé un de ces animaux qui présentait une assez forte hernie avec un petit orifice au sommet (fig. G 5). En ouvrant le manteau, j'ai trouvé le *Liriopsis* de la fig. G 4, 4′. La partie triangulaire est la région postérieure, comme l'indique le cœur *c*; la partie sphéroïdale est la région antérieure. Non loin du bord de cette dernière, on aperçoit (fig. G 4′, *t*) deux petites masses de pigment. L'étude des coupes et la comparaison avec les stades plus jeunes montrent que cette partie est la tête et que le pigment est ce qui reste des yeux. L'animal est maintenant complètement libre dans la cavité palléale: sa bouche ne suce plus: il ne se nourrit plus. L'effacement de la région céphalique amène cette condition nouvelle. Dorsalement la portion sphéroïdale offre une série de cordons irréguliers, rapprochés les uns des autres, de couleur blanchâtre. C'est l'ovaire (*ov*, fig. G 4) qui a déjà pris un développement considérable. Le sac hépatique rouge a, au contraire, considérablement décru, surtout dans la partie sphéroïdale: il est beaucoup moins turgescent. L'édification de l'ovaire et la fin de la croissance se sont opérées aux dépens de la masse liquide renfermée dans le sac hépatique: les macrocytes jouent peut-être un rôle actif dans cette transformation.

C'est donc à cet état que le *Liriopsis* perce la paroi palléale du *Peltogaster* et que toute la région antérieure à l'étranglement vient faire saillie au dehors (fig. G 7). La portion postérieure, qui reste interne, joue par sa forme en ancre, un rôle de fixation.

Sur la partie externe, on continue à voir les petites taches

pigmentaires qui représentent les débris des yeux. Comme à la fin de la phase interne, l'animal ne peut plus se nourrir; il vit sur les réserves qui restent dans le sac hépatique: il forme ainsi sa cavité incubatrice et achève de mûrir ses produits génitaux. Chez *Danalia*, la période physiologiquement analogue ne doit commencer que plus tard. Du moins la bouche reste toujours en position de sucer l'hôte.

Le *Liriopsis* subit encore de notables changements de forme. Dans la partie externe se développe la cavité incubatrice: sur le vivant, on ne la voit guère qu'une fois terminée: elle montre alors une fente longitudinale ventrale (φ fig. G 6), se terminant par deux orifices munis intérieurement du même appareil digité que chez *Danalia*. Un système de muscles assure aussi les contractions rhythmiques de la paroi et la circulation de l'eau. Avant la ponte, l'ovaire forme une masse dorsale blanchâtre de plus en plus compacte: après, l'animal se réduit en réalité à la cavité incubatrice.

Dans la partie postérieure, interne, les modifications sont importantes. Sur des individus qui viennent de faire effraction au dehors, et qui n'ont pas encore pondu, cette partie interne présente une surface convexe régulière et sans arête, à tégument mou. Peu à peu, le tégument se durcit et l'animal prend la forme de la fig. G 6, sous laquelle FRAISSE (77, pl. 12 fig. 5) et LILLJEBORG l'avaient déjà rencontré. La paroi est constituée par une chitine rigide, dessinant latéralement deux pointes et offrant un bord découpé. La surface est partagée par des lignes parallèles en plusieurs segments. Je ne crois pas qu'on puisse les assimiler, sans arguments précis, aux segments abdominaux de la larve et de la jeune femelle, car, dans l'intervalle, toute trace d'annulation avait disparu. On voit sans peine le cœur et le sac hépatique de plus en plus réduit.

Quand la sortie des larves mûres, hors de la cavité incubatrice, s'est effectuée, l'existence de l'individu est terminée, comme chez *Danalia* et les autres Cryptoniscinae: il ne forme plus qu'une enveloppe inerte qui est bientôt rejetée par le *Peltogaster*. On observe, au moins pendant assez longtemps, comme trace de sa présence passée, le trou fait dans le manteau de l'hôte. J'ai déjà fait remarquer qu'au voisinage de ce trou et dans la paroi palléale même, on trouve parfois de jeunes *Liriopsis*.

Quelle est la durée de la phase parasitaire de la vie du *Liriopsis*? Je n'ai pas pu faire à ce sujet d'observations systéma-

tiques, mais j'ai pu cependant obtenir un point de repère assez précis. Les individus, à l'état de mâles libres, se rencontrent toujours dans le manteau de *Peltogaster*, en train d'incuber des embryons, à un stade plus ou moins avancé. Or, le plus gros des *Liriopsis* internes que j'ai trouvés, et qui devait être au point de s'étrangler et de devenir externe (fig. G 3), était dans un *Peltogaster*, dont les embryons étaient au stade de Nauplius prêts à l'éclosion. En outre, les *Peltogaster*, porteurs de *Liriopsis* externes, n'ont jamais d'embryons en incubation et il en était de même pour celui qui renfermait un individu (fig. G 4) en train de sortir. D'autre part, les recherches de DELAGE (84) et de SMITH (06) assignent à l'évolution des embryons des Rhizocéphales, depuis la ponte jusqu'à l'émission des Nauplius, une durée de cinq à six semaines. J'en conclus que la durée de la phase intra-palléale des *Liriopsis* est au maximum égale à ce temps. Pour la phase externe, je n'ai pas de données, mais si l'on se base sur ce que nous avons vu pour *Danalia*, dont la phase de croissance coïncide assez bien comme durée, on peut admettre que la vie parasitaire totale du *Liriopsis* est d'approximativement trois mois.

La morphologie de *Liriopsis* adulte avait été complètement méconnue par FRAISSE, qui a pris la partie externe pour la région postérieure et la partie intra-palléale pour l'extrémité céphalique, quoique le cœur offrit une indication très nette du contraire. SARS (99, p. 241) fait la même erreur et BONNIER (00, p. 196) la reproduit d'après lui. Cependant elle avait déjà été nettement rectifiée par KOSSMANN (84, p. 469), qui a vu les lignes générales de l'évolution de *Liriopsis*: il décrit la région antérieure du parasite, pendant toute la phase intra-palléale, comme logée dans les lacunes sanguines du manteau du Rhizocéphale. Je n'ai rien vu de semblable. La description de KOSSMANN manque, du reste, de netteté et cet auteur a dû relier hypothétiquement des stades éloignés; mais il lui revient d'avoir reconnu la véritable morphologie du genre *Liriopsis*.

Il ressort suffisament de ce qui précède que ce genre diffère totalement des *Cryptoniscus* F. Müller, trouvés au Brésil et à Mahon sur les Pagures porteurs de *Peltogaster*.

b. Étude anatomo-histologique.

A cause de la rareté des matériaux, je n'ai pu recueillir que quelques indications sur les stades de la métamorphose et ceux qui sont immédiatement consécutifs.

Il y a, comme chez *Danalia*, histolyse de la plupart, sinon de la totalité des muscles larvaires, qui assuraient les mouvements des anneaux et des appendices. Sur les coupes d'un individu logé dans l'épaisseur de la paroi palléale de l'hôte, et qui ne s'est pas encore dégagé de son tégument larvaire, je trouve ainsi, particulièrement dans la région antérieure, de gros sarcolytes analogues à ceux de *Danalia*. Il y a déjà eu régression des yeux: les cristallins sont détachés avec le tégument et les cupules optiques rétractées.

J'ai coupé un seul individu de petite taille, mesurant 1,5 mm de longueur: on doit le considérer comme ayant achevé sa métamorphose et n'ayant plus qu'à grossir. Les yeux ne sont plus représentés que par quelques amas de noyaux en pycnose. Au voisinage, sont des masses de pigment que l'on rencontre à tous les stades intra-palléaux, sur les côtés de la tête et qui peuvent faire croire à des yeux; les coupes montrent qu'il n'y a plus là aucun organe visuel: les cupules optiques formant rétine ont complètement disparu et le pigment peut n'être qu'en partie d'origine oculaire et provenir en partie de la transformation d'autres tissus. Ces amas pigmentaires persistent même, à cette place, sur les *Liriopsis* tout à fait adultes et extra-palléaux.

La région céphalique du jeune individu intra-palléal coupé m'a montré un certain nombre de corps nucléés, en partie pigmentaires, que j'interprète comme des phagocytes.

L'appareil buccal, après la métamorphose, offre la même forme générale conique qu'avant; mais, sur les coupes, je n'ai pu retrouver les pièces chitineuses de la bouche larvaire: il n'y a pas allongement en une trompe, comme chez *Danalia*. Sur l'œsophage s'insèrent de nombreux muscles, les uns annulaires, les autres tendus de la paroi du corps à l'œsophage, suivant quatre rayons. Ces muscles, qui produisent la succion, doivent être les homologues de ceux qui se sont différenciés dans la trompe de *Danalia* [1].

Il y a, comme chez *Danalia*, rupture entre l'intestin postérieur et le reste du tube digestif. En ce qui regarde le sac hépatique, sa paroi est formée, surtout aux stades avancés, de grandes cellules à noyaux découpés en ramifications longues et nombreuses. Le système nerveux est sensiblement moins modifié que chez *Danalia*. Il persiste, en effet, au moins pendant la phase intra-palléale, des

[1] Il se forme, ici aussi, à ce moment, des muscles longitudinaux dorsaux, comme chez *Danalia*, mais moins nombreux.

ganglions cérébroïdes très nets, assez volumineux, situés légèrement sur les côtés de l'œsophage et reliés l'un à l'autre par une commissure assez longue (fig. 23, *g c*). Il reste aussi une chaîne ventrale, que l'on suit jusqu'au niveau du début des sacs hépatiques: ganglions cérébroïdes et chaîne ventrale sont reliés par un collier œsophagien large et grêle, qui contraste avec la disposition larvaire, où la masse nerveuse péri-œsophagienne est très compacte.

Des autres organes, je mentionnerai seulement la présence de deux paires d'oviductes et de l'ovaire: tout se passe à cet égard comme chez *Danalia*. J'ai déjà indiqué, à propos du mâle, que la régression du testicule s'effectuait en grande partie sous la forme larvaire, et que, même chez certains individus encore parfaitement mobiles, on ne trouvait plus que quelques rares traces de spermatozoïdes: elles se rencontrent d'ailleurs assez longtemps après la métamorphose.

Voyons maintenant les particularités de la forme adulte devenue extra-palléale.

Il s'est différencié de nombreux muscles pariétaux qui serviront à produire les contractions de la cavité incubatrice. La figure H 3 montre ceux de la face dorsale, dont la disposition est la plus régulière: deux gros muscles en éventail partent de l'isthme; en avant d'eux, il en existe deux autres rangées: cela rappelle une disposition métamérique, mais rien ne prouve que chaque rangée corresponde à un ancien anneau: au contraire, la région considérée doit représenter un nombre de segments plus considérable.

L'ovaire forme d'abord des cordons sinueux, puis une masse compacte, qui, sur les coupes, occupe à peu près la moitié de l'épaisseur de l'animal.

Malgré un examen attentif des coupes, je n'ai pu trouver, à ce stade, du tube digestif, que le sac hépatique. L'œsophage et la bouche paraissent avoir complètement disparu. Le fait n'a rien de surprenant, d'après ce que nous avons vu de la position de l'animal à ce moment. Il ne peut plus se nourrir.

Du système nerveux, je n'ai plus pu mettre en évidence aucune trace de ganglions cérébroïdes. Ils ont du s'atrophier, en même temps que l'œsophage. Nous sommes donc en présence du même fait que chez *Danalia*, mais ici ces ganglions avaient subsisté après la métamorphose, pendant la croissance. Quant à la chaîne ventrale, elle se retrouve avec une parfaite netteté, mais, au moins sur les coupes que j'ai faites, elle présentait une partie périphérique très vacuolaire. On la distingue aisément sur les préparations *in toto*

(*n* fig. H 2) et l'on en voit partir de grands tractus traversant toute la face ventrale: ce doivent être des nerfs: on arrive à les suivre sur les coupes jusqu'à une certaine distance.

Reste à examiner la formation de la cavité incubatrice. Au moment où le *Liriopsis* s'étrangle et devient externe, elle n'est pas encore ébauchée: les ovules sont encore en cordons très distincts et n'ont pas de vitellus différencié. Plus tard, quand l'ovaire est compact, la face ventrale montre, après coloration, l'aspect de la figure H 1. On aperçoit deux larges bandes arquées *s*, sur toute la partie antérieure de l'animal: elles viennent se rejoindre antérieurement, par une courbe très ouverte, tandis que postérieurement, elles convergent sous un angle assez aigu, à hauteur de l'isthme. Aux deux extrémités, leur bord interne se découpe en légers festons.

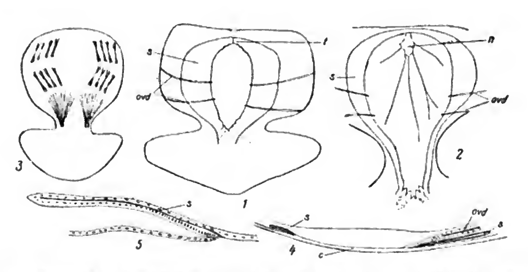


Fig. H. *Liriopsis monophthalma*. 1. Individu n'ayant pas pondu, vu ventralement (G. 7); 2. portion centrale de la face ventrale d'un autre individu (stade légèrement moins avancé), (G. 11); 3. face dorsale d'un autre individu, montrant les principales masses musculaires (G. 7); 4. coupe transversale de la région ventrale d'un stade analogue à 1 (G. 27); 5. la portion de gauche de 4, à un plus fort grossissement (160).
ovd, oviducte; *n*, masse nerveuse et nerfs qui en partent; *s*, sillons devant former la cavité incubatrice; *t*, région céphalique.

Sur les coupes, on constate que ces bandes correspondent à deux replis de l'ectoderme (*s* fig. H 4, 5), qui, comme on le voit, sont extrêmement aplatis et formés par un épithélium très peu élevé. Les oviductes (*ovd* fig. H 4) débouchent à l'intérieur de ces sillons, contre leur bord, de même que chez *Danalia*. Les festons des extrémités sont les ébauches des touffes de digitations qui se différencient sous les orifices terminaux de la cavité incubatrice. Ces quelques données suffisent à établir l'homologie complète entre *Danalia* et *Liriopsis*, en ce que concerne la cavité incubatrice.

Chapitre 4. Les Liriopsidae. Les affinités mutuelles des Cryptoniscinae.

Résumons maintenant les faits acquis précédemment en ce qui concerne les Liriopsidae. Dans les deux genres *Liriopsis* et *Danalia*, se trouve vérifié l'hermaphrodisme protandrique général, identique à celui que MESNIL et moi-même avions décrit chez *Hemioniscus*, que PÉREZ a retrouvé chez *Crinoniscus* et que SMITH avait également vu chez *Danalia*. Il y a tout lieu d'admettre l'universalité de cet hermaphrodisme chez les Cryptoniscinae.

Les recherches précédentes éclaircissent la nature de la cavité incubatrice. Elles confirment, en les précisant, les descriptions de KOSSMANN. La cavité incubatrice résulte de la coalescence, sur la ligne médiane, de deux replis latéraux, extrêmement aplatis, de l'ectoderme ventral: cette cavité, d'abord presque virtuelle, se dilate ensuite, jusqu'à occuper toute l'ancienne cavité générale. A ses deux extrémités, s'est différencié, dès le début, aux dépens de l'ectoderme médian, un bouquet de digitations internes formant un obstacle à la sortie prématurée des embryons.

L'unité du groupe de Liriopsidae ressort aussi de la morphologie des deux formes larvaires, des caractères de la métamorphose et de l'évolution de la femelle.

Les larves épicaridiennes offrent les particularités de celles des autres Cryptoniscinae: leurs caractères propres sont dans l'inégalité des deux rames des uropodes. Elles peuvent, suivant les genres, avoir, ou non, un tube anal.

Les larves cryptonisciennes ont des yeux bien développés, l'article basal des antennules à bord lisse, le bord des épimères thoraciques non denticulé: les articles terminaux des deux dernières paires de péreiopodes constituent d'excellents caractères génériques.

La métamorphose consiste en une mue qui supprime tous les appendices, sauf la deuxième paire de péreiopodes et amène une histolyse très étendue des muscles larvaires, des yeux, du système nerveux, etc. ... Les modifications histogénétiques varient suivant les conditions particulières de fixation à l'hôte, et c'est d'après cela qu'on peut ranger les genres de cette famille.

Le genre *Liriopsis* paraît bien être le plus primitif. Après la perte de ses appendices, il reste vermiforme et n'a, avec son hôte, qu'un simple contact par la région buccale. Toutefois, les cinq ou six individus que j'ai trouvés dans l'épaisseur même de la paroi

palléale du *Peltogaster*, qui étaient au moment de la mue de métamorphose ou qui venaient de l'effectuer, me paraissent indiquer une courte période où l'Épicaride serait parasite dans les tissus mêmes du Rhizocéphale. J'avoue toutefois que ce fait me paraît très singulier. Il redevient ensuite libre dans la cavité palléale, comme il y était déjà, au stade de mâle. Nous avons vu comment il fallait interpréter l'adulte.

Le genre *Eumetor*, d'après les quelques lignes publiées par Kossmann, doit accomplir son évolution dans des conditions très analogues, plus primitives même peut-être: il reste entièrement intra-palléal jusqu'au bout.

En tout cas, les deux genres *Liriopsis* et *Eumetor* sont des parasites directs des Rhizocéphales. Au contraire, les *Danalia* et les *Cryptoniscus* sont des parasites jusqu'à un certain point indirects. Ils se fixent bien plus souvent sur le Décapode que sur le Rhizocéphale, mais dans presque toutes les espèces connues, uniquement sur des Décapodes porteurs de Rhizocéphales. La nécessité d'atteindre les racines de ces derniers, à travers le tégument de l'hôte, a probablement été le facteur qui a causé l'allongement de la région antérieure en une trompe, transformation qui paraît nettement plus accentuée chez *Danalia* que chez *Cryptoniscus*. La possibilité d'aboutir ainsi à un parasitisme direct sur les Décapodes semble résulter des observations de Smith sur *Danalia galatheæ*: il serait des plus intéressants de les préciser sur des matériaux suffisants. Les cas curieux de *Zeuxo porcellanæ* et de *Z. alphei* de Kossmann seraient également à rechercher.

Au travers des transformations de la métamorphose, il est extrêmement difficile de suivre la morphologie du Crustacé. Kossmann homologue les prolongements antérieurs de la trompe de *Danalia* aux antennes. Cela me paraît très arbitraire. Nous avons vu, à propos du système nerveux, combien la délimitation des parties était sujette à caution. Un fait singulier, qui se retrouve d'ailleurs pour divers autres Cryptonisciens, est la réapparition, sur la femelle adulte, de l'annulation qui avait complètement disparu après la métamorphose. C'est le cas de *Danalia*. Chez *Liriopsis*, la métamérie persiste assez nettement, dans la région antérieure, chez la femelle jeune et s'efface au contraire sur la région postérieure. A la fin de l'évolution de l'animal, par contre, la partie antérieure a perdu toute disposition métamérique, et c'est dans la région postérieure que se manifestent des limites d'anneaux. Il n'est pas du

tout évident que cette métamérie tardive corresponde à celle des larves. Je penche même beaucoup vers l'hypothèse inverse. Il y a là un problème intéressant de la morphologie des Épicarides et qui se retrouve pour d'autres subdivisions de ce groupe.

Il ne me paraît pas sans intérêt de réviser, à la lumière des données précédentes, les rapports des Liriopsidae et des autres Cryptoniscinae. J. BONNIER (00) a fait, avec beaucoup d'autorité, une revue des affinités mutuelles des Épicarides et j'ai rappelé, au début, en les adoptant, les familles et groupements qu'il admet. Pour certaines familles, ces considérations peuvent être précisées ou modifiées. Si l'on considère que la morphologie de ces êtres est tout à fait déconcertante pour qui n'a pas étudié spécialement le groupe et que les circonstances fortuites, favorables à l'étude de ces types généralement très rares, peuvent se rencontrer pour un zoologiste non spécialiste, je crois bon de signaler ici quelques interprétations nouvelles de certaines formes antérieurement décrites et certains problèmes à résoudre ainsi que leur solution probable.

La valeur réelle du groupe des Cryptoniscinae, opposé aux Bopyrinae, me semble s'affirmer de plus en plus. Les caractères particuliers de leurs larves, indépendants du parasitisme, leur hermaphrodisme successif, à forme mâle progénétique, le fait qu'ils n'effectuent qu'une seule ponte et meurent ensuite suffiraient déjà à les réunir. Le reste de leur évolution est aussi très homogène.

La métamorphose offre des analogies très grandes dans tous ces types. Une mue, après la phase mâle, supprime tous les appendices, sauf parfois dans la région antérieure. *Hemioniscus* montre à cet égard les caractères les plus primitifs, puisque quatre anneaux thoraciques sont intégralement conservés. Chez *Leponiscus*, les appendices antérieurs disparaissent, d'après GRUVEL, mais cette forme devrait être réétudiée. Chez *Danalia*, l'analogie se manifeste par la conservation d'une paire de péreiopodes et aussi par la façon dont la mue se fait; la tête et le premier anneau thoracique se détachent à part, comme si cette portion avait gardé plus longtemps la structure larvaire. Le même fait ressort des figures de SARS (99, pl. 97) pour les Cyproniscidae. Chez les Cabiropsidae et les Podasconidae, d'après les observations de GIARD & BONNIER (93), les premières paires d'appendices persistent assez tard: dans ces deux familles, il serait des plus intéressants de trouver de jeunes stades.

Après la mue, l'animal est devenu un sac plus ou moins insegmenté, dont la partie antérieure s'est modifiée de diverses façons pour la succion de l'hôte. *Hemioniscus* et, sans doute aussi, les Podasconidae et Cabiropsidae gardent la disposition larvaire: *Danalia* et *Cyproniscus* se transforment de manières probablement très semblables. Pour le reste du corps, la similitude entre les diverses familles est plus complète, au moins dans tous les cas où l'on connaît les états jeunes. Cela est évident pour les Liriopsidae, *Hemioniscus* et *Cyproniscus*. Il en est de même des *Asconiscus*. Sars a figuré un stade jeune de la femelle, où l'on voit un petit Isopode normal portant, comme une hernie, le corps de l'*Asconiscus* qui prendra des dimensions considérables. Bonnier interprète cette hernie comme représentant simplement la poche incubatrice évaginée. En réalité, c'est tout le corps, se présentant exactement comme chez *Danalia* après la mue. Au reste, Sars dit très justement: »Body of the adult female constituting a single pouch without any traces of segmentation or projecting lobes, affixed to the host by the aid of the shed larval skin adhering to the pouch.« Il est évident qu'il faudrait plus de précision dans les rapports avec l'hôte, mais il est incontestable que l'animal se présente tout à fait comme les *Danalia* etc. Ici, pour une raison probablement mécanique, ou à cause du mode particulier de la transformation de la région antérieure, la mue larvaire n'a pas été rejetée.

Ainsi les deux types Cyproniscidae, Asconiscidae, si étranges au premier abord, ont une métamorphose tout à fait semblable à celle des Liriopsidae. Celle des Cabiropsidae, Podasconidae et Crinoniscidae est entièrement à découvrir.

Comparons de même ces diverses familles au point de vue de la cavité incubatrice. Les figures que donne Pérez des *Crinoniscus* adultes permettent de supposer que ce type se comporte absolument comme les Liriopsidae. Pour les Asconiscidae, Sars ne paraît avoir eu sous les yeux que des stades antérieurs à la ponte, auxquels cette cavité n'était pas encore formée, ou peut-être pas apparente à l'extérieur: à moins que, chez *Asconiscus*, comme chez *Hemioniscus*, la cavité incubatrice ne soit complètement close. Dans ce dernier genre, les processus, que Mesnil et moi (01) avons pu suivre en détail, sont manifestement une condensation du cas des Liriopsidae. L'épaississement ventral qui donne toute la cavité correspond aux deux appareils terminaux et les replis latéraux ne sont plus repré-

sentés à part. De plus la délamination s'est substituée à l'invagination.

La formation de la cavité incubatrice des Cyproniscidae, Cabiropsidae et Podasconidae n'est pas connue, mais sa structure définitive a été étudiée par GIARD & BONNIER (93). Elle paraît formée par des replis latéraux du corps et ces auteurs l'ont très justement rapprochée de celle des Dajidae. Dans cette dernière famille, les oostégites existent encore, mais sont déjà fortement réduits, les replis latéraux ayant pris un développement compensateur: chez les Cabiropsidae, il resterait encore des traces des oostégites: dans les Podasconidae, il ne semble plus y avoir que les replis latéraux, et le cas des Cyproniscidae paraît tout à fait analogue: enfin, les replis latéraux se développeraient d'une façon de plus en plus condensée chez les Liriopsidae et peut-être les Crinoniscidae, pour disparaître chez les Hemioniscidae et peut-être chez les Asconiscidae.

Dans l'ensemble des Cryptoniscinae, l'évolution de la cavité incubatrice semble donc se faire dans une direction assez uniforme, caractérisée par une réduction de plus en plus complète des oostégites, contrairement à ce qu'offrent les Bopyrinae. Nous observerons ici, suivant la règle générale, que dans un type donné, des caractères primitifs s'allient à des caractères très modifiés.

Plus on pénètre dans la connaissance des Épicarides et plus ce groupe se montre intéressant au point de vue de la morphologie générale. Son homogénéité, son origine monophylétique ne peuvent faire de doute: l'étonnante plasticité avec laquelle il s'est ensuite diversifié, en s'adaptant aux divers hôtes, n'a peut-être pas son équivalent dans le règne animal.

Chapitre 5. Appendice.

Action des Liriopsidae sur les Rhizocéphales — Castration parasitaire.

Je dirai quelques mots pour terminer ce mémoire de l'action des Liriopsidae sur leurs hôtes. C'est en effet un cas très typique de castration parasitaire que j'ai déjà brièvement signalé dans une note préliminaire (07b). Les exemples de ce phénomène, dont l'intérêt pour la Biologie générale a été mis en évidence par GIARD (88, 96 etc.), sont de plus en plus nombreux et variés. Son mécanisme est intéressant à étudier toutes les fois où cela est possible. Il y a en général deux questions étroitement liées: les modifications

des caractères sexuels secondaires et les altérations de la glande génitale elle-même. L'une et l'autre ont été étudiées récemment, sur les Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales, par SMITH (06), pour *Inachus scorpio* et, par POTTS (06), pour *Eupagurus meticulosus*.

Le mécanisme de l'action sur les caractères sexuels secondaires est encore obscur. Mais, de plus en plus, les faits montrent l'étroite dépendance entre ceux-ci et la glande sexuelle. Les très intéressantes recherches de M. NUSSBAUM[1] sont particulièrement nettes à cet égard. Comme les Rhizocéphales sont hermaphrodites, cette question ne se pose pas pour eux et il ne peut s'agir que de l'action du parasite sur la glande génitale elle même. Je ne l'ai d'ailleurs pas étudiée complètement; je me suis borné à l'ovaire et, pour cette glande, aux faits principaux les plus immédiatement visibles. C'est surtout une indication que je donne pour les histologistes qui voudraient étudier ces transformations considérables d'une manière approfondie.

Le fonctionnement génital des Rhizocéphales est bien connu. Il a été étudié notamment par DELAGE (84) et par SMITH (06). Ces animaux effectuent une série de pontes; les œufs sont incubés dans la cavité palléale et sortent à l'état de Nauplius. A la température de l'été, cette incubation dure, d'après les auteurs cités, quatre à cinq semaines. Aussitôt les larves émises, il se produit une mue de la cavité palléale et, dans un délai de un à six jours, une nouvelle ponte prend la place de la précédente. Tous les œufs se développent synchroniquement.

Les transformations que l'ovaire subit, du fait de la présence des Cryptonisciens, sont du même ordre dans la Sacculine et le Peltogaster; c'est toutefois chez ce dernier, qui m'a paru constituer un matériel plus favorable, que j'ai fait des observations suivies. C'est de lui que je parlerai d'abord et surtout.

La teinte la plus habituelle du *Peltogaster curvatus* est rouge brique, qu'il y ait ou non des embryons dans la cavité palléale. Cependant, dans la première hypothèse, cette teinte varie; elle est d'autant plus vive que les embryons sont plus jeunes et pâlit, au fur et à mesure qu'on se rapproche du stade Nauplius, par suite de la résorption graduelle du vitellus. Quand il n'y a pas d'embryons, cette teinte est due au vitellus des ovules dans l'ovaire.

[1] Sitzungsb. Niederrh. Ges. Bonn, 1904, 1906; Ergeb. d. Anat. u. Entw. 15. Bd.

Les très jeunes *Peltogaster*, qui viennent de sortir de l'abdomen du Pagure et sont encore assez éloignés de leur première ponte ont une teinte différente, plus foncée et d'un rouge grenat. Cette même teinte se retrouve chez les individus qui portent un *Liriopsis* adulte (et par conséquent externe), ou chez ceux qui en ont récemment porté un, comme le montre l'orifice, persistant dans leur manteau, par où le parasite faisait hernie au dehors. L'aspect extérieur de l'animal parasité fait donc prévoir une altération de l'ovaire, et c'est ce que corrobore pleinement l'étude histologique.

Examinons d'abord un individu normal. La fig. 25 est un fragment de coupe transversale (très petit mais suffisant pour donner une idée de l'ensemble) de la masse viscérale d'un *Peltogaster* adulte, dont la cavité palléale renfermait des embryons à un stade encore éloigné de l'éclosion. L'ovaire forme la presque totalité de la masse viscérale, et les coupes le montrent constitué par des ovules pressés les uns contre les autres, jusqu'à déformation réciproque; leur noyau est rejeté à la périphérie et flétri. La masse de l'ovule est constituée par un vitellus à grosses sphérules compactes. Ces ovules, dont la croissance est terminée, sont recouverts par des cellules folliculaires extrêmement aplaties; entre eux se voit, de place en place, une trame qui représente les parois des acini primitifs de la glande et des muscles. Entre ces gros ovules, on trouve, par endroits, une génération plus jeune, d'aspect tout différent, comme le montre la figure. Ils sont petits, ont un protoplasma finement granuleux et avide d'hématéine, un noyau turgescent et très chromatique, et sont toujours groupés par deux. Les gros ovules constitueront la ponte qui succèdera à celle actuellement en incubation, et l'on remarquera que cette ponte future se trouve prête assez longtemps avant l'éclosion des Nauplius de celle qui la précède.

Si l'on coupe de même la masse viscérale d'un *Peltogaster* très jeune, sorti depuis peu de l'abdomen du Pagure, et ayant encore la teinte grenat, on trouve la masse ovarienne formée de couples d'ovules hématéïphiles (fig. 24) de petites dimensions, entourés de cellules folliculaires et d'une trame où l'on peut assez bien délimiter les acini de la glande; la fig. 24, tout en ne représentant qu'une infime portion de la coupe, suffit à donner l'idée de la totalité, et on y voit nettement la différenciation extrêmement précoce des ovules par couples.

En suivant l'ovogénèse, on constate le fait bien connu depuis longtemps chez la Sacculine que, de chaque couple d'ovules, l'un

seulement des éléments forme un ovule définitif; l'autre ne différencie pas de vitellus, cesse à un moment donné de grossir (cf. fig. 27), puis s'atrophie peu à peu, après avoir évidemment contribué à la nutrition de sa cellule compagne.

Cette disposition, au reste, se retrouve dans des groupes variés du règne animal. On la voit, en particulier, chez un Eunicien, *Ophryotrocha puerilis*, où elle a été notamment étudiée par KORSCHELT[1]; elle n'est d'ailleurs là qu'un cas particulier, simple de dispositions plus complexes réalisées dans l'ovogénèse d'autres Euniciens, où, à chaque ovule, sont associées un plus ou moins grand nombre de cellules satellites.

Si maintenant on examine des *Peltogaster* parasités par des *Liriopsis* adultes, les coupes de l'ovaire ont un aspect tout différent du cas normal précédent. La glande, au lieu d'être compacte et remplie de gros ovules, montre une série de grandes cavités séparées par des parois à épithélium très vacuolaire. Dans ces cavités, on trouve, en plus ou moins grand nombre, des masses sphériques de vitellus diversement altérées; une certaine quantité de masses analogues est englobée dans les cellules vacuolaires pariétales. De place en place, sur les parois, on trouve enfin des coupes de jeunes ovules hématéïphiles. L'interprétation de ces faits n'est pas douteuse. Les cavités et les débris de vitellus qui s'y trouvent proviennent de la résorption de la génération d'ovules qui devrait actuellement, si le *Peltogaster* n'avait pas été parasité, être en incubation. D'après ce que montre l'état normal, cette génération d'ovules est déjà arrivée à son plein développement vers le milieu de l'incubation de la génération précédente, c'est à dire vers le moment où a commencé le développement du *Liriopsis*, si l'on se reporte aux descriptions qui précèdent (cf. pag. 625). La présence de ce parasite a donc eu pour effet de faire résorber et fondre une génération d'ovules, dont il ne reste que des traces à l'état de résidus vitellins. Ces matériaux résiduels sont plus ou moins vite phagocytés par les cellules folliculaires et l'épithélium des acini de la glande. Tous ces éléments qui, à l'état normal, étaient extrêmement aplatis et distendus, sont, au contraire, maintenant vacuolaires et élevés; ils présentent fréquemment des karyokinèses qui attestent leur vitalité. Les ovules jeunes ne paraissent pas touchés en général, mais ils ne se développent pas.

[1] Zeit. Wiss. Z. 57 Bd. 1893.

Cet aspect de l'ovaire s'est retrouvé chez les cinq *Peltogaster* parasités que j'ai coupés. La destruction de la génération d'ovules qui aurait dû succéder à la dernière ponte était partout complète; l'aspect général était, avec des variantes à peu près insignifiantes, celui que je viens de décrire.

On peut donc dire que la présence du *Liriopsis* détermine l'atrophie de l'ovaire. Comme les mâles libres se rencontrent dans la cavité palléale de *Peltogaster* incubant des embryons et ayant l'ovaire bourré d'ovules de grande taille, comme d'autre part, au moment où le *Liriopsis* devient externe, il n'y a plus jamais de ces embryons, parce que l'éclosion des Nauplius s'est déjà produite, on voit que l'atrophie de l'ovaire de l'hôte est effectuée pendant la phase intra-palléale du *Liriopsis*; c'est à ce moment qu'on en verrait les degrés (je n'ai malheureusement pas conservé les *Peltogaster* où j'avais trouvé les divers stades intra-palléaux de *Liriopsis* décrits plus haut). C'est, au reste, à ce moment, que le *Liriopsis*, comme nous l'avons vu, est véritablement parasite. Plus tard, il n'est plus qu'un corps étranger. La stérilisation du *Peltogaster* est donc complète, mais elle n'est pas surprenante. Autant qu'on en peut juger par les faits connus, les Épicarides doivent avoir assez généralement une action de cet ordre. Giard (88) en a signalé un certain nombre d'exemples relatifs aux Bopyriens et aux Entonisciens. Il est vrai que son attention a été surtout attirée sur les modifications des caractères sexuels secondaires des hôtes et qu'il y aurait lieu de reprendre l'étude histologique de leurs glandes sexuelles.

Si nous revenons au *Liriopsis*, remarquons que la castration est effectuée à distance; elle est indirecte, suivant la terminologie de Giard. Il n'y a jamais, en effet, de contact entre le parasite et l'ovaire de l'hôte. Le parasite applique son orifice buccal contre le fond de la paroi de la cavité palléale de l'hôte. Il y exerce une succion du liquide circulant, et détourne ainsi, à son profit, les substances assimilées par cet hôte, cela avec une intensité telle que, par un mécanisme qu'il y aurait lieu d'étudier de plus près, il détermine la fonte des ovules où le vitellus s'était déjà accumulé.

L'action des *Liriopsis* est encore intéressante parce qu'elle est temporaire; on peut voir la glande ovarienne du *Peltogaster* se reconstituer quand le parasite a disparu, ou même, théoriquement, dès qu'il a terminé sa croissance, puisqu'à ce moment, ainsi qu'on l'a vu, il ne se nourrit plus aux dépens de son hôte. Les *Peltogaster*

qui ont porté un *Liriopsis* se reconnaissent aisément à ce que leur manteau offre un orifice, celui par lequel faisait effraction la partie externe du parasite. J'ai coupé l'ovaire de quatre de ces exemplaires. Chez deux d'entre eux, le tableau était le même que dans les cas où le *Liriopsis* était encore présent. Chez deux autres, au contraire, on constatait une reconstitution assez avancée de la glande; on peut conclure de là tout d'abord, qu'en fait cette reconstitution n'est probablement pas immédiate.

Dans l'un de ces deux ovaires en régénération, les ovules étaient chargés de sphérules vitellines et accompagnés de leur cellule compagne dont le protoplasme était resté hématéïphile. Les follicules et autres portions épithéliales avaient gardé l'aspect réticulé et renfermaient d'assez nombreux débris phagocytés. Une génération de jeunes ovules hématéïphiles était nettement différenciée. Ce qui distinguait surtout cette glande d'un ovaire normal, c'est qu'elle n'était pas compacte; les ovules n'y étaient pas contigus. Il restait entre eux encore bien des vides attestant une reconstitution récente.

Dans l'autre exemplaire en reconstitution, d'où proviennent les fig. 27—28, le tableau est tout analogue, mais la glande est plus compacte.

Ces faits suffisent à montrer que, quand le *Liriopsis* n'exerce plus son action atrophiante, l'ovaire tend à se reconstituer. La stérilisation du Rhizocéphale n'est donc que temporaire et, à cet égard, peut-être le terme de castration n'est-il pas entièrement approprié. Il ne s'agit en tout cas, comme on voit, que d'une castration temporaire.

Les *Danalia* exercent sur les Sacculines d'*Inachus scorpio* une action tout à fait parallèle, mais que j'ai moins étudiée. Qu'ils soient fixés sur la Sacculine même ou sur le Crabe, nous avons vu qu'ils doivent être considérés comme des parasites de la première. Ils détournent, de toute façon, à leur profit, des substances assimilées par la Sacculine. Il n'y a encore ici aucun contact direct entre le parasite et l'ovaire de l'hôte. Et cependant celui-ci s'atrophie, comme le montre l'étude de coupes de Sacculines portant un *Danalia* de grande taille. Souvent, d'ailleurs, l'effet est visible macroscopiquement. La Sacculine (ou une des Sacculines quand il y en a plusieurs) est recroquevillée et flétrie. Je n'ai pas étudié ici, s'il peut y avoir ensuite reconstitution. Les conditions naturelles sont moins favorables, car la Sacculine ayant nourri précédemment un *Danalia* ne

porte aucun stigmate révélateur, comme le *Peltogaster* ayant porté un *Liriopsis*.

Je dois avouer d'ailleurs que je n'avais pas songé tout d'abord à faire l'étude de ces phénomènes de castration parasitaire et que j'y ai pensé trop tardivement pour pouvoir les approfondir comme ils l'auraient mérité. J'avais laissé échapper ainsi divers matériaux qui eussent été intéressants. Les indications précédentes sont donc, en partie, une invitation à d'autres naturalistes de les reprendre spécialement.

Les deux exemples de *Danalia* et *Liriopsis* fournissent des conditions d'observation et d'expérimentation excellentes. Pour l'expérimentation, en particulier, rien ne serait plus aisé que de supprimer, à tel moment qu'on le désire, un *Danalia* et d'étudier l'état de la Sacculine, après qu'on lui aurait laissé un temps de reconstitution arbitrairement choisi: les *Danalia*, par leur volume et leur position, se prêtent beaucoup mieux à ces expériences que la plupart des autres Épicarides; d'autre part, la succession rapide et régulière des pontes des Rhizocéphales est une circonstance non moins favorable. Enfin les indications précédentes n'ont porté que sur l'ovaire. Il y aurait à étendre ces recherches au testicule.

1er Août 1907.

Index bibliographique.

Bonnier J. 1900 Contribution à l'étude des Épicarides. Les Bopyrinæ. in: Trav. Stat. Z. Wimereux Tome 8.

Buchholtz. 1866 Über *Hemioniscus balani*, eine Gattung parasitischer Isopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 16. Bd.

Caullery. 1907a Sur les Liriopsidæ, Crustacés Isopodes (Épicarides) parasites des Rhizocéphales. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 144.

— 1907b La castration parasitaire produite sur les Rhizocéphales par les Cryptonisciens. in: C. R. Soc. Biol. Paris Tome 62.

Caullery & Mesnil. 1901 Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchh., Épicaride parasite des Balanes. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 34.

Cavolini. 1787 Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi.

Dana. 1852 United States Exploring Expedition during the years 1838—42 Vol. 13; Crustacea Part 2.

Delage. 1884 Évolution de la Sacculine. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 2.

Fraisse. 1877 Die Gattung *Cryptoniscus* Müller. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 4. Bd.

Giard. 1874 Sur l'éthologie de *Sacculina carcini*. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 79.

— 1887 Sur les *Danalia*, genre de Cryptonisciens parasites des Sacculines. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 18.

Giard. 1888 La castration parasitaire. ibid. Tome 19.

—— 1896 Exposé des titres et travaux scientifiques de A. Giard. Paris.

Giard & Bonnier. 1887 Contribution à l'étude des Bopyriens. in: Trav. Stat. Z. Wimereux Tome 5.

—— —— 1890 Prodrome d'une monographie des Épicarides du golfe de Naples. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 22.

—— —— 1895 Sur les Épicarides parasites des Arthrostracés etc. ibid. Tome 25.

Gruvel. 1902 Cirripèdes. — Exp. du Travailleur et du Talisman.

Hansen H. J. 1895 Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plancton-Expedition. in: Erg. Plancton.-Exp. Bd. 2 G. c.

Hesse. 1864 Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France (11e art.). in: Ann. Sc. N. (6) Tome 7.

Kossmann. 1872 Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüßler. in: Verh. Würzburg. Physik. Med. Ges. (2) 4. Bd.

—— 1880 Zoologische Ergebnisse einer Reise in dem Küstengebiete des Rothen Meeres.

—— 1884 Neueres über Cryptonisciden. in: Sitzungsb. Akad. Berlin, XXII.

Lilljeborg. 1862 Les genres *Liriope* et *Peltogaster*. in: Nova Acta Soc. Sc. Upsala (3) 3. Bd.

Müller Fr. 1871 Bruchstücke zur Naturgeschichte der Bopyriden. in: Jena. Zeit. Naturw. 6. Bd.

Pérez Ch. 1900 Sur un Épicaride nouveau, *Crinoniscus equitans*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 33.

—— 1903 Sur un Isopode parasite d'une Sacculine. in: Proc. Verb. Soc. Sc. Physiq. Nat. Bordeaux.

Potts F. A. 1906 The modification of the sexual characters of the Hermit-Crab caused by the parasite *Peltogaster* (Castration parasitaire of Giard). in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 50.

Rathke. 1843 Beiträge zur Fauna Norwegens. in: Nova Acta Acad. Leop.-Car. 20. Bd.

Sars G. O. 1899 An Account of the Crustacea of Norway. Vol. 2 Isopoda.

Smith G. Rhizocephala. in: Fauna Flora Golf. Neapel, 29. Monographie.

Steenstrup. 1854 Bemerkungen über die Gattung *Pachybdella* und *Peltogaster*. in: Arch. Naturg. 31. Bd.

Explication de la planche.

cr, cristallin.
cu, cuticule.
ec, ectoderme.
gc, ganglions cérébroïdes.
gl, organes glandulaires (?) péri-anaux.
h, sacs hépatiques.
ip, intestin postérieur.
M, macrocytes.
m, muscles larvaires.
μ, muscles définitifs de la femelle.
n, chaîne nerveuse.
œ, œsophage.
ov, ovaire.
ovd, oviductes.
pg, pigment.
ph, phagocytes.
r, rectum.
t, testicules.
v, vésicule accollée à la chaîne nerveuse.
γ, noyaux en pycnose, provenant des ganglions cérébroïdes.
ρ, rétine.
σ, sarcolytes.

Fig. 1—20. *Danalia curvata.*

Fig. 1. Centres nerveux céphaliques du mâle. G. 150.

Fig. 2. Coupe transversale passant par les ganglions cérébroïdes du mâle. G. 150.

Fig. 3. Coupe transversale du mâle, vers le milieu du thorax. G. 150.

Fig. 4. Coupe transversale de la même région, chez un individu allant subir la mue de la métamorphose (indiv. fig. C 1). Remarquer l'agglutination des spermatozoïdes à la périphérie des testicules, le développement des sacs hépatiques, les nouveaux muscles, etc. G. 150.

Fig. 5. Coupe transversale antérieure du thorax, à un stade analogue au précédent. Remarquer notamment l'épaississement de l'ectoderme et les nouveaux muscles. G. 150.

Fig. 6. Coupe transversale vers le niveau des fig. 3 et 4, chez un individu au stade de la fig. C 3 environ. Remarquer le grand développement du sac hépatique, l'un des oviductes, les ovaires et l'absence de la chaîne nerveuse. G. 150.

Fig. 7. Macrocytes: *a*, chez le mâle; *b*, au début de la métamorphose (stade fig. 4); *c*, après la métamorphose. Remarquer la disparition graduelle des réserves. G. 480.

Fig. 8. Fragment dorsal d'une coupe transversale, dans la région antérieure du thorax, chez un individu (fig. C 1), au moment de la mue de métamorphose. Remarquer les nouveaux muscles, les sarcolytes des anciens, parfois englobés dans des phagocytes *ph*, avec du pigment *pg*, les débris en pycnose *γ* de noyaux provenant des ganglions cérébroïdes. G. 700.

Fig. 9. Fragment d'une coupe transversale d'un individu en voie de métamorphose, montrant la prolifération de l'ectoderme et un sarcolyte de muscle larvaire, à côté d'un muscle nouveau. G. 1000.

Fig. 10. Un fragment de coupe d'un nouveau muscle. Remarquer la disposition serrée des noyaux dans le sarcoplasme périphérique (cf. autres fig.). G. 1000.

Fig. 11. Un sarcolyte, avec débris de noyaux en pycnose, inclus dans un phagocyte. G. 1400.

Fig. 12. Coupe de l'œil chez le mâle. G. 1000.

Fig. 13. Masses en résorption et en partie phagocytées, provenant de l'œil, au moment de la métamorphose (indiv. fig. C 1). On reconnaît notamment les débris de la rétine *ρ*, avec noyaux en pycnose. G. 1000.

Fig. 14. 1/2 coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale chez le mâle. Remarquer la minceur de l'ectoderme. G. 1000.

Fig. 15. 1/2 coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale, au moment où commence sa résorption. Remarquer de nombreux noyaux en pycnose. G. 1000.

Fig. 16. Portion périphérique de la coupe transversale d'un testicule, au début de sa régression (indiv. fig. C 1 et fig. 4). Les paquets de spermatozoïdes agglutinés paraissent bien englobés dans les cellules pariétales, fonctionnant comme phagocytes: dans la lumière du testicule, il n'y a pas d'agglutination. G. 1000.

Fig. 17. Coupe transversale du testicule, chez un individu venant de se métamorphoser (stade fig. C 3). Quelques rares spermatozoïdes se reconnaissent encore dans les cellules pariétales du testicule. Accollée à celui-ci, l'ébauche de l'ovaire. G. 1000.

Fig. 18. Coupe transversale de la trompe d'une jeune femelle (stade fig. C 4). Noter la coupe de nombreux muscles longitudinaux. G. 150.

Fig. 19. Portion plus grossie de la région * de la fig. 18. Noter la vésicule intimement accollée à la masse nerveuse. G. 480.

Fig. 20. Portion ventrale d'une coupe transversale, dans la région anale d'une femelle, montrant les organes glandulaires (?) péri-anaux. G. 90.

Fig. 21—23. *Liriopsis monophthalma.*

Fig. 21. Coupe transversale dans la région moyenne du mâle. Remarquer le développement des sacs hépatiques, plus considérable que chez *Danalia*, et l'ectoderme déjà épaissi. G. 150.

Fig. 22. 1/2 coupe transversale d'un autre mâle. Remarquer la prolifération de l'ectoderme et l'ébauche d'un oviducte *ovd.* G. 300.

Fig. 23. Ganglions cérébroïdes d'une jeune femelle (stade fig. F 4).

Fig. 24—28. Ovaire de *Peltogaster curvatus.*

Fig. 24. Fragment de coupe dans un ovaire normal de très jeune *Peltogaster* (n'ayant pas encore mûri d'ovules) non infesté par un *Liriopsis*. Noter le groupement des ovules par couples et l'aplatissement relatif des cellules folliculaires. G. 700.

Fig. 25. Fragment de coupe d'ovaire normal d'un *Peltogaster* adulte non infesté par un *Liriopsis* et renfermant, dans sa cavité incubatrice, des embryons à un stade moyen de développement. Les ovules mûrs sont pressés les uns contre les autres: de place en place, des groupes de couples d'ovules jeunes: les follicules sont très aplatis. G. 350.

Fig. 26. Fragment d'une coupe d'ovaire d'un *Peltogaster* portant un *Liriopsis* adulte et ne renfermant plus d'embryons dans sa cavité incubatrice Remarquer qu'il n'y a pas d'ovules mûrs, mais seulement des débris de vitellus, provenant d'ovules résorbés et le plus souvent englobés dans les cellules folliculaires très vacuolisées et hypertrophiées: il reste des ovules jeunes. G. 700.

Fig. 27. Fragment de coupe d'ovaire d'un *Peltogaster*, ayant porté un *Liriopsis* (qui a été énucléé à la fin de son cycle). L'ovaire du *Peltogaster* montre une réorganisation déjà avancée: les ovules sont par couples, dont l'une des cellules seule accumule du vitellus. G. 350.

Fig. 28. Portion plus grossie de la figure précédente, montrant des masses vitellines résiduelles d'ovules atrophiés, incluses dans des cellules folliculaires. G. 1400.

On trouvera des figures d'ensemble ou partielles de Cryptonisciens, complétant celles de ce mémoire, surtout dans Fraisse (77), Lilljeborg (62), et Smith (06, pl. 7).

Post-scriptum.

Les vues qui sont exposées au début de ce mémoire (pag. 585) sur la signification des Microniscidae, comme stades larvaires des divers Épicarides et non comme famille autonome, se trouvent vérifiées par une expérience que j'ai réalisée, en septembre dernier, à la Station Zoologique de Wimereux. Elle consiste à mettre en présence des larves épicaridiennes d'un Épicaride et des Copépodes du plancton. Au bout de quelques heures, on trouve, sur ceux-ci, de nombreux Microonisciens. J'ai fait l'expérience avec les larves d'un Entoniscien (*Portunion Kossmanni* Gd. & Bonn.), mais il est probable qu'elle réussirait avec les autres Épicarides. Ce sont seulement certains Copépodes qui sont ainsi infectés. Les larves épicaridiennes se portent sur les Copépodes, dès les premières heures de leur éclosion. Pour plus de détails, cf. CAULLERY: Sur les phases du développement des Épicarides; vérification expérimentale de la nature des Microniscidae (C. R. Acad. Sc. Paris Tome 145, 7 oct. 1907, pag. 596—598).

5 novembre 1907.

Über einige Alloiocoelen des Mittelmeeres[1].

Von

J. Wilhelmi.

Mit 12 Textfiguren.

1. Otoplana intermedia Du Plessis.

Von Du Plessis (**1, 2**) ist 1889 eine Turbellarie von der Nizzaer Küste als Seetriclade unter dem Namen *Otoplana intermedia* n. gen. n. sp. beschrieben worden. Sie soll eine interessante Übergangsform der Tricladen zu den Rhabdocölen darstellen. Einerseits soll sie den Monotiden durch den Besitz einer Otocyste, Mangel der Augen, im Bau des Gehirnes, hinsichtlich des Geschlechtsapparates und des Körperepithels (namentlich der Klebzellen) gleichen, auch mit *Monotus setosus* n. sp. Du Plessis zwei vor der Otocyste liegende Wimpergruben sowie eine symmetrische Vertheilung der Tastborsten des Körperepithels gemeinsam haben; andererseits soll sie wie die Tricladen monogonopor sein und einen verästelten Darm aufweisen. Leider sind die Angaben von Du Plessis etwas kurz und seine Zeichnungen von *Otoplana intermedia* und *Monotus setosus* (2 Fig. A und B) wenig anschaulich. Da beide Species eine Nachuntersuchung, wie sie Du Plessis wünschte, nicht erfahren haben und auch überhaupt nicht wieder aufgefunden worden sind, so konnte bisher keine Klarheit über sie gewonnen werden.

Hallez (3—6) fasste sie im Sinne von Du Plessis als Tricladen auf und stellte für sie die neue Tricladenfamilie Otoplanidae auf. Aus Hallez' Bewerthung der verschiedenen Charaktere möchte ich nur folgende für die Erkenntnis der systematischen

[1] In dieser Mittheilung gebe ich nur eine kurze Beschreibung der äußeren Form einiger Alloiocoelen, ihrer Lebensweise und Angaben über die Synonymie. Fixiertes Material, speciell von *Otoplana intermedia*, wird zur Zeit im Zoologischen Institut zu Graz anatomisch und histologisch bearbeitet. — Alle Zeichnungen, mit Ausnahme von Fig. 2, sind nach Quetschpräparaten von lebenden Thieren angefertigt.

Stellung derselben wichtige Bemerkung hervorheben: »Le caractère tiré de la disposition de l'appareil gastrique est en réalité le seul, qui autorise le classement d'*Otoplana* parmi les Triclades.

En résumé, le Turbellarié de Du Plessis est un Alloiocœle pour tous ses caractères, sauf un« (**3**).

Vejdovsky (**7**) zog, Hallez' Beispiel folgend, 1895 *Otoplana intermedia* zu den Alloiocoelen, indem er das Genus *Otoplana* mit *Bothrioplana* zur Familie Bothrioplanidae vereinigte, welcher Auffassung sich auch Böhmig (**11**) 1906 anschließt.

Von Calandruccio (**8** und **9**) sind 1897 zwei neue Rhabdocölen vom Strand am Faro bei Messina, *Hypotrichina* n. gen. *sicula* n. sp. und *circinnata* n. sp., von denen ich erstere für identisch mit *Otoplana intermedia* halte, beschrieben worden. Beide wurden von v. Graff (**10**) als *Monocelis sicula* (Cal.) und *circinnata* (Cal.) angeführt.

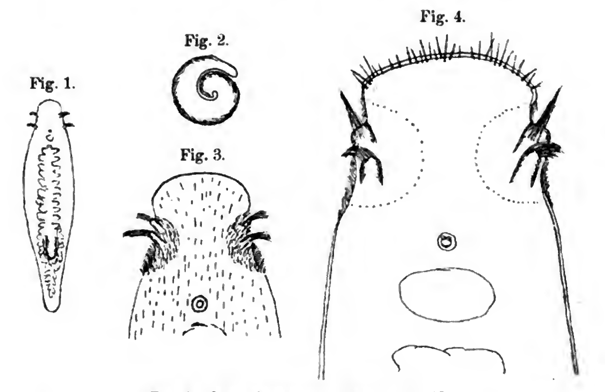


Fig. 1. *Otopl. intermedia*, Habitus, × 10.
Fig. 2. *Otopl. intermedia* aufgerollt, × 10.
Fig. 3 und 4. *Otopl. intermedia*, Wimpergruben und Borstenbündel des Vorderendes.

Auf meinen Excursionen im Golfe von Neapel fand ich im April 1906 in der Bucht Trenta rema am Posilipo eine mit einer Otocyste versehene Alloiocoele zahlreich im groben Sande, für die Du Plessis' Beschreibung von *Otoplana intermedia* im Wesentlichen zutrifft. Auf 18 Excursionen im Golfe von Neapel während eines Jahres (vom 11. Juli 1905 bis zum 21. Juni 1906) fand ich sie je-

doch nur zweimal, und zwar, wie oben erörtert, im April und auf späteren Excursionen (von Oktober 1906 bis Juni 1907) am selben Fundorte Anfang März in nur wenigen Exemplaren. Du Plessis giebt für *Otoplana intermedia* an, dass sie in Nizza nur im April und zwar unter Steinen, jedoch sehr selten vorkommt.

Mein Plan, mich von der Identität meiner Neapler Form und Du Plessis' *Ot. intermedia* in Nizza selbst zu überzeugen, scheiterte, da es mir trotz aller Mühe im September 1906 während eines nur dreitägigen Aufenthaltes in Nizza nicht gelang, an der Riviera, dem von Du Plessis angegebenen Fundorte, ein Exemplar von *Otoplana intermedia* aufzutreiben; ebensowenig konnte ich Du Plessis' *Monotus setosus* auffinden.

Da mir Calandruccio's Beschreibung von *Hypotrichina sicula* ihre Identität mit meiner Neapler Species und Du Plessis' *Ot. intermedia* sehr wahrscheinlich machte, so untersuchte ich Ende Mai 1906 den von Calandruccio angegebenen Fundort am Faro bei Messina und fand dort beide Arten Calandruccio's vor; erstere erwies sich wirklich als identisch mit meiner Neapler. Ich ziehe daher *Hyp. sicula* Cal. und meine Neapler Alloiocoele zu *Ot. intermedia* Du Plessis.

Die von mir untersuchten Messinenser und Neapler Exemplare von *Ot. intermedia* hatten eine Körperlänge von 5—6 mm und Breite bis zu 1 mm; die gleichen Größen giebt Calandruccio (9) für *Hyp. sicula* an, während Du Plessis (1) nur 4 mm angiebt. Den Habitus der Thiere habe ich auf Fig. 1 dargestellt. Die Färbung ist weiß, doch kann der Darm in beliebiger Färbung, meist gelbbraun, durchschimmern. Der Kopf ist vorn abgestumpft und ein wenig gegen den Körper abgesetzt. Sein Vorderrand ist mit Borsten, die man oft durch das Epithel hindurch verfolgen kann, besetzt. An der Halseinschnürung liegen zwei, am Quetschpräparat deutlich erkennbare Wimpergruben, in denen sich zahlreiche Wimpern in schlagender Bewegung finden, während die Epitheleinsäumung des Körpers hier undeutlich wird. Beiderseits sind hier zwei Hervorstülpungen mit starken Wimperbüscheln vorhanden; diese können den Eindruck einer einzigen starken Borste machen, finden sich aber auch in verschiedenen Stellungen oder schlagender Bewegung vor. Wenig hinter den Wimpergruben folgt in der Medianlinie (Fig. 4) die Otocyste und in geringem Abstande das Gehirn. Die Rhabditen sind, stets zu mehreren vereint, in Längsreihen angeordnet und fehlen an den Wimpergruben.

Die Bewegungsweise dieser Art ist eigenartig. In der Ruhe sitzt das Thier mit den Haftzellen des Körperrandes und besonders denen des Hinterendes am Boden angeheftet, während der Körper eine schwache Verkürzung und Verbreiterung zeigt. Die Bewegung des Thieres beginnt mit einer schwachen Streckung des Körpers und besteht in einem sehr eiligen, meist bogenförmigen, Gleiten am Boden. Die Strecken, die zurückgelegt werden, sind nur klein, da das Thier, ebenso plötzlich wie es aufbrach, wieder stillhält, um schon nach kurzer Zeit wieder solch eine stoßweise Bewegung auszuführen. Eigenartig ist auch die Gewohnheit des Thieres, sich zuweilen aufzurollen und in dieser Haltung einige Zeit zu verharren (Fig. 2). Frei im Wasser zu schwimmen, wie CALANDRUCCIO (2) angiebt, vermag es nicht.

Nach CALANDRUCCIO lebt diese Art meist im feinen, seltener im groben Sande. Ich glaube, dass als eigentlicher Aufenthaltsort der mehr oder weniger grobe Sand zu betrachten ist. Der wirklich feine Sand dürfte dem Thiere die ihm eigne Bewegungsweise kaum gestatten. Ich habe *Otoplana intermedia* nie im feinen Sande gefunden, sondern nur in jeder Art gröberen Sandes. DU PLESSIS fand sie unter Steinen.

Otopl. intermedia ist ziemlich empfindlich und schwer längere Zeit zu halten, wie auch DU PLESSIS angiebt. Nach CALANDRUCCIO dagegen ist sie bei guter Durchlüftung des Wassers auf lange Zeit leicht zu halten.

2. Otoplana circinnata (Cal.).

Am Strand von S. Francesco bei Messina fand ich im Juni 1906 eine Alloiocoele, die unschwer als CALANDRUCCIO's *Hypotrichina circinnata* zu erkennen war. Die Thiere, die nach C. 1 mm lang sein sollen, zeigten meist eine bedeutendere Größe, von 1—2 mm. Die Form des Thieres habe ich auf Fig. 5 wiedergegeben, doch ist sie in natura gestreckter, als die nach einem Quetschpräparate angefertigte Figur zeigt. Der Kopf ist deutlicher als bei *Otopl. intermedia* gegen den Körper abgesetzt; er wird auf der Bauchseite gegen den Körper von einem Streifen von Zellen begrenzt, die wohl als Klebzellen anzusprechen sind (Fig. 5 und 6). Der Vorderrand des Kopfes ist wie bei *Otopl. intermedia* mit Borsten besetzt. Gleich wie diese Art besitzt sie zwei Wimpergruben mit je zwei Borstenbüscheln. Auf Grund dieses Befundes ziehe ich die von CALANDRUCCIO als *Hypotrichina sicula* bezeichnete Species

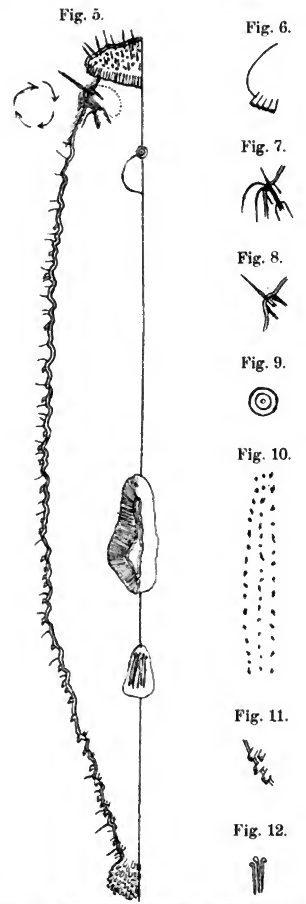


Fig. 5—12. *Otopl. circinnata.* Fig. 5. Habitus u. Organisationsbild; Fig. 6. Haftzellenring am Kopfende; Fig. 7 u. 8. Borstenbündel der Wimpergruben; Fig. 9. Otocyste; Fig. 10. Anordnung der Rhabditen; Fig. 11. Haftzellen des Körperrandes; Fig. 12. Hakenförmige Gebilde aus dem Penis.

zum Genus *Otoplana* Du Pless. Die Otocyste (Fig. 5 und 9) liegt, wie auch Calandruccio angiebt, ganz nahe dem Gehirn. Die nicht zahlreichen Rhabditen sind in Längslinien in Gruppen zu zweien und dreien angeordnet und fehlen an den Wimpergruben. Der Darm hat die typische Form des Alloiocoelendarms. Der Pharynx zeigt genau die von Calandruccio abgebildete und beschriebene Form. Die Epidermis ist mit Borsten und Haftzellen besetzt (Fig. 5 und 11). Das Körperende ist deutlicher, als Calandruccio angiebt, gegen den Körper abgesetzt und bildet eine mit Haftzellen stark besetzte Haftscheibe (Fig. 5).

3. Otoplana setosa (Du Plessis).

Du Plessis (1, 2) weist darauf hin, dass *Monotus setosus* dieselben kreisförmigen Wimpergruben, wie *Otopl. intermedia* hat und die gleiche symmetrische Verteilung der Tastborsten, die bei an-

deren Monotiden wohl vorhanden aber weniger symmetrisch angeordnet und kleiner sind, aufweist. Es scheint mir demnach gerechtfertigt, ihn zum Genus *Otoplana* zu ziehen.

Ich suchte diese Species an dem von Du Plessis angegebenen Fundorte, an der Reserve bei Nizza, im September 1906 vergeblich. Diese zur Strandfauna des gröberen Sandes gehörige Art wird sich aber nach der unten beschriebenen Ködermethode bei Nizza wieder auffinden lassen, so dass eine Erkennung der Gattungszugehörigkeit möglich sein wird.

Die Otoplaniden und alle mir bekannten marinen Monotiden leben am Strande vorzugsweise im groben, wenigstens nicht allzu feinen Sande. Wie aus den vorstehenden Angaben erhellt, ist man sich über den Aufenthaltsort der Otoplaniden noch nicht im Klaren, da es zeitweise unmöglich ist, auch nur ein einziges Exemplar im groben Sand aufzutreiben.

Für *Otoplana* (*Hyp.*) *circinnata* giebt Calandruccio an, dass ihr Darm zuweilen eine schmutzige, röthlichschwärzliche Farbe zeige, die durch Nahrungsaufnahme von den an der ganzen Küste bei Faro reichlich vorhandenen menschlichen Fäkalien hervorgerufen werde. Diese Annahme ist irrig. Die Otoplaniden und Monotiden ernähren sich von allen organischen Substanzen, die der grobe Strandsand enthält, vorzngsweise von angeschwemmten Fischkadavern. Zur Erbeutung genannter Arten ist eine Ködermethode, die ich zum Seetricladenfang anwende und demnächst in meiner Monographie der Seetricladen ausführlich beschreiben werde, dienlich. Sie besteht im Wesentlichen darin, dass frische todte Fische, z. B. Sardellen, wenig oberhalb der Wassergrenze etwa handtief nnter den groben Sand gelegt werden, so dass sie nur von Zeit zn Zeit von den Wellen bespült werden. Zieht man nach 10—15 Minuten einen Fisch hervor, so findet er sich meist stark mit Seetricladen, auch Monotiden, Otoplaniden, Nemertinen nnd einigen Anneliden besetzt. Alle Thiere zeigen dann infolge der Nahrungsaufnahme ganz verschiedene Darmfärbungen.

Neapel, Zool. Station, im September 1907.

Literatur.

1. **Du Plessis, G.** Note sur l'»*Otoplana intermedia*«. in: Z. Anz. 12. Bd. 1889 pag. 339—342.
2. —— Sur le *Monotus setosus* sp. nov. ibidem pag. 626—630 Fig. A und B.
3. **Hallez, P.** Morphogénie générale et affinités des Turbellariés. in: Trav. Fac. Lille Tome 2 Nr. 9 1892 29 pag.
4. —— Classification des Triclades. in: Bull. Soc. Z. France 17. Année 1892 pag. 106—109.
5. u. 6. —— Catalogue des Turbellariés du Nord de la France etc. in: Revue Biol. Lille 1890—1893; 2. Aufl. Lille 1894.
7. **Vejdovsky, Fr.** Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. 1895 pag. 90—214.
8. **Calandruccio, S.** Anatomia e sistematica di due specie nuove di Turbellarie. in: Bull. Accad. Gioena Sc. N. Catania 1897 pag. 29—30.
9. —— Anatomia e sistematica di due specie di Turbellarie. in: Atti Accad. Gioen. Sc. N. Catania (4) Tome 10 1897.
10. **Graff, L. v.** Die Turbellarien als Parasiten und Wirthe. in: Festschr. Univ. Graz 1903 pag. 1—66.
11. **Böhmig, L.** Tricladida maricola. in: Zeit. Wiss. Z. 81. Bd. 1906 pag. 184.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

(Siehe Seite 4 des Umschlags.)

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin N. W. 6, Carlstraße 11.

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Für den Bezug einzelner Monographien sind die Verkaufspreise auf die Hälfte herabgesetzt worden. Bis auf weiteres werden geliefert:

Monographie 5. **Chetognati,** per B. Grassi. 1883. 126 S. mit 13 Taf. statt 25 ℳ für 12.50 ℳ
„ 6. **Caprelliden,** von P. Mayer. 1882. 201 S. mit 10 Taf. statt 30 ℳ für 15 ℳ
„ 7. **Cystoseirae,** per R. Valiante. 1883. 30 S. mit 15 Taf. statt 30 ℳ für 15 ℳ
„ 8. **Bangiaceen,** von G. Berthold. 1882. 28 S. mit 1 Taf. statt 6 ℳ für 3 ℳ
„ 9. **Attinie,** per A. Andres. 1884. 459 S. mit 13 Taf. statt 80 ℳ für 40 ℳ
„ 10. **Doliolum,** von B. Uljanin. 1884. 140 S. mit 12 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
„ 11. **Polycladen,** von A. Lang. 1884. 688 S. mit 39 Taf. statt 120 ℳ für 60 ℳ
„ 12. **Cryptonemiaceen,** v. G. Berthold. 1884. 27 S. m. 8 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
„ 13. **Koloniebildende Radiolarien,** von K. Brandt. 1885. 276 S. mit 8 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
„ 14. **Polygordius,** par J. Fraipont. 1887. 125 S. mit 16 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
„ 15. **Gorgoniden,** von G. v. Koch. 1887. 99 S. mit 10 Taf. statt 40 ℳ für 20 ℳ
„ 16. **Capitelliden,** von H. Eisig. 1887. 906 S. mit 37 Taf. statt 120 ℳ für 60 ℳ
„ 17. **Caprelliden,** von P. Mayer. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln statt 24 ℳ für 12 ℳ
„ 18. **Enteropneusten,** von J. W. Spengel. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln statt 150 ℳ für 75 ℳ
„ 19. **Pelagische Copepoden,** von W. Giesbrecht. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln statt 150 ℳ für 75 ℳ
„ 20. **Gammarini,** per A. Della Valle. 1893. 948 S. mit 61 Taf. statt 150 ℳ f. 75 ℳ
„ 21. **Ostracoden,** von G. W. Müller. 1894. 399 S. mit 40 Taf. statt 100 ℳ f. 50 ℳ
„ 22. **Nemertinen,** von O. Bürger. 1895. 743 S. mit 31 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
„ 23. **Cefalopodi,** per G. Jatta. 1896. 268 S. mit 31 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
„ 24. **Seesterne,** von H. Ludwig. 1897. 491 S. mit 12 Taf. statt 100 ℳ f. 50 ℳ
„ 25. **Asterocheriden,** von W. Giesbrecht. 1899. 217 S. m. 11 Taf. statt 80 ℳ f. 40 ℳ
„ 26. **Rhodomelaceen,** v. P. Falkenberg. 1900. 776 S. m. 24 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ
„ 27. **Mytiliden,** von Th. List. 1902. 312 S. mit 22 Taf. statt 120 ℳ f. 60 ℳ

Bestellungen auf die ganze Reihe (5—27) oder auf einzelne Monographien zu den ermäßigten Preisen können an die **Zoologische Station zu Neapel** oder an die Verlagsbuchhandlung von **R. Friedländer & Sohn in Berlin NW. 6, Carlstraße 11** gerichtet werden.

Neapel, 1907.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände:

Band	Jahr	Seiten			Tafeln		Preis
I.	1878—79.	592	Seiten	mit	18	Tafeln	29 ℳ
II.	1880—81.	530	»	»	20	»	29 ℳ
III.	1881—82.	602	»	»	26	»	41 ℳ
IV.	1883	522	»	»	40	»	59 ℳ
V.	1884.	580	»	»	32	»	58 ℳ
VI.	1885—86.	756	»	»	33	»	58 ℳ
VII.	1886—87.	748	»	»	27	»	56 ℳ
VIII.	1888.	662	»	»	25	»	55 ℳ
IX.	1889—91.	678	»	»	25	»	58 ℳ
X.	1891—93.	680	Seiten	mit	40	Tafeln.	76 ℳ
XI.	1893—95.	691	»	»	24	»	58 ℳ
XII.	1895—97.	772	»	»	34	» (fehlt Heft 4)	
XIII.	1898—99.	773	»	»	13	»	43 ℳ
XIV.	1900—01.	629	»	»	18	»	44 ℳ
XV.	1902.	683	»	»	30	»	65 ℳ
XVI.	1903—04.	598	»	»	22	»	47 ℳ
XVII.	1904—06.	531	»	»	33	»	58 ℳ
XVIII, 1—3.	1906—07.	591	Seiten	mit	25	Tafeln.	51 ℳ

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte, also auf M. 220.50, ermäßigt.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen:

Zoolog. Jahresbericht für 1879 . . . . . Preis 32 ℳ	Zoolog. Jahresbericht für 1884 . . . . . Preis 30 ℳ
» » » 1880 . . . . . » 31 ℳ	» » » 1885 . . . . . » 36 ℳ
» » » 1881 . . . . . » 31 ℳ	Zoolog. Jahresberichte für 1886—1906, Preis jedes Jahrgangs (Bandes) 24 ℳ
» » » 1882 . . . . . » 32 ℳ	
» » » 1883 . . . . . » 34 ℳ	

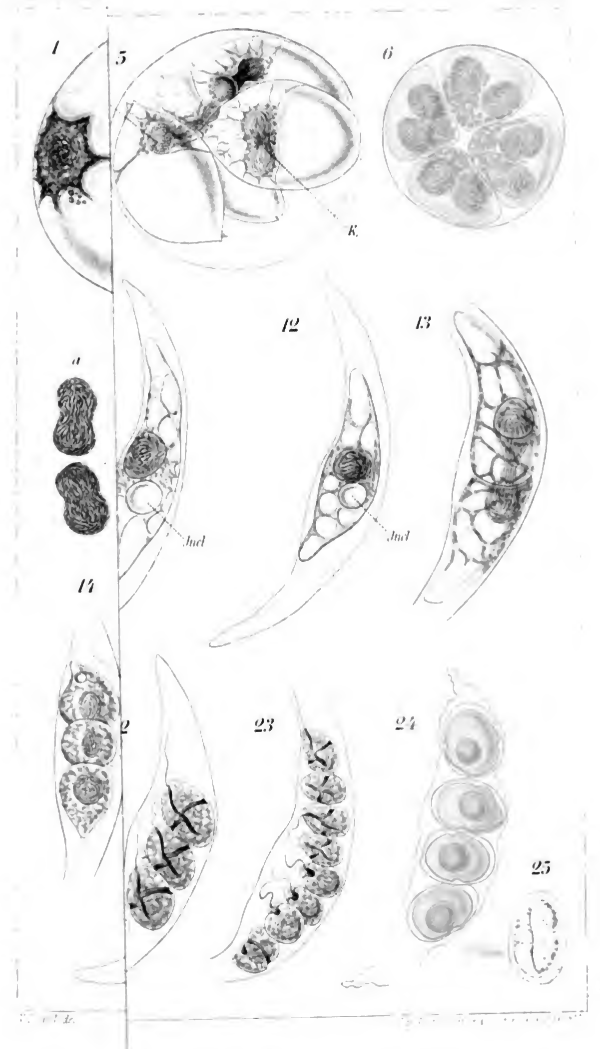
Autoren- und Sachregister zu den Berichten für 1886—1890. Preis 16 ℳ.
Autorenregister zu den Berichten für 1891—1900. Preis 12 ℳ.

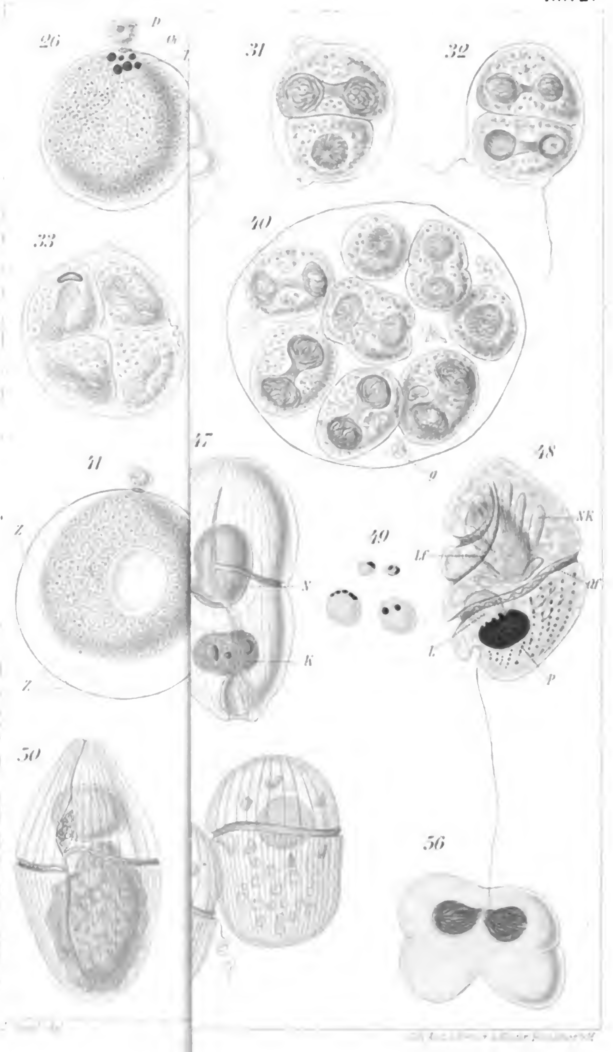
Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 inkl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 ℳ.

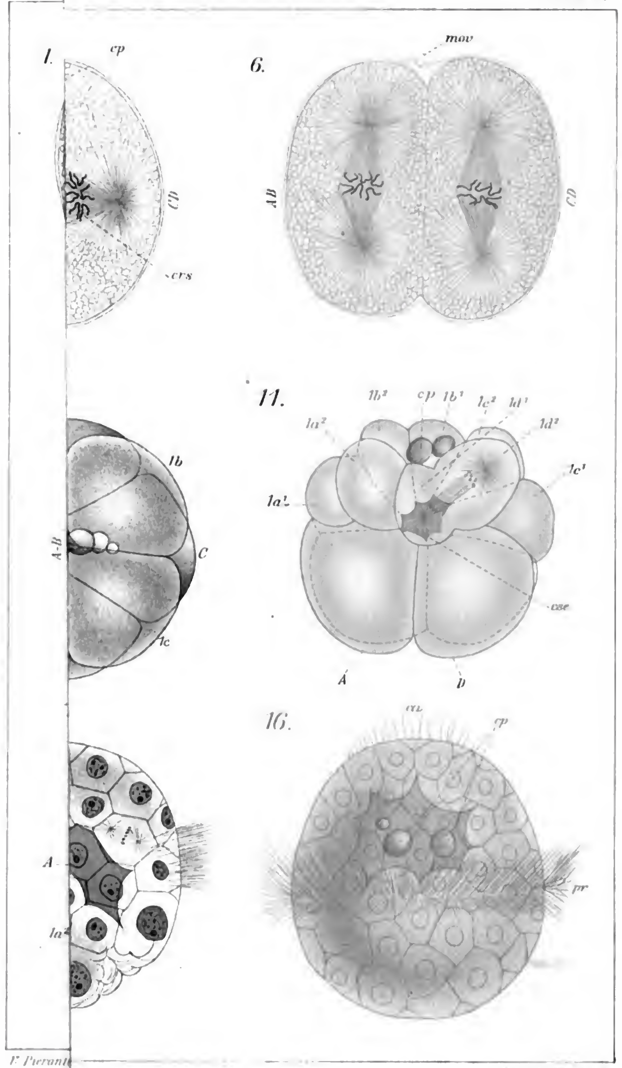
Berlin, Mai 1907.

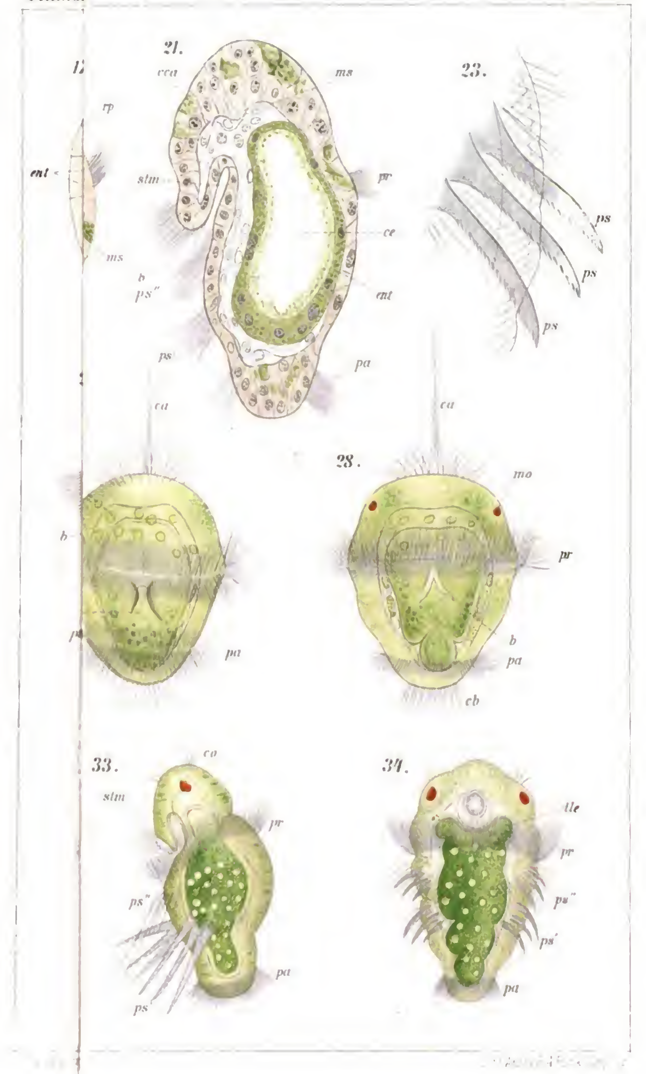
R. Friedländer & Sohn.

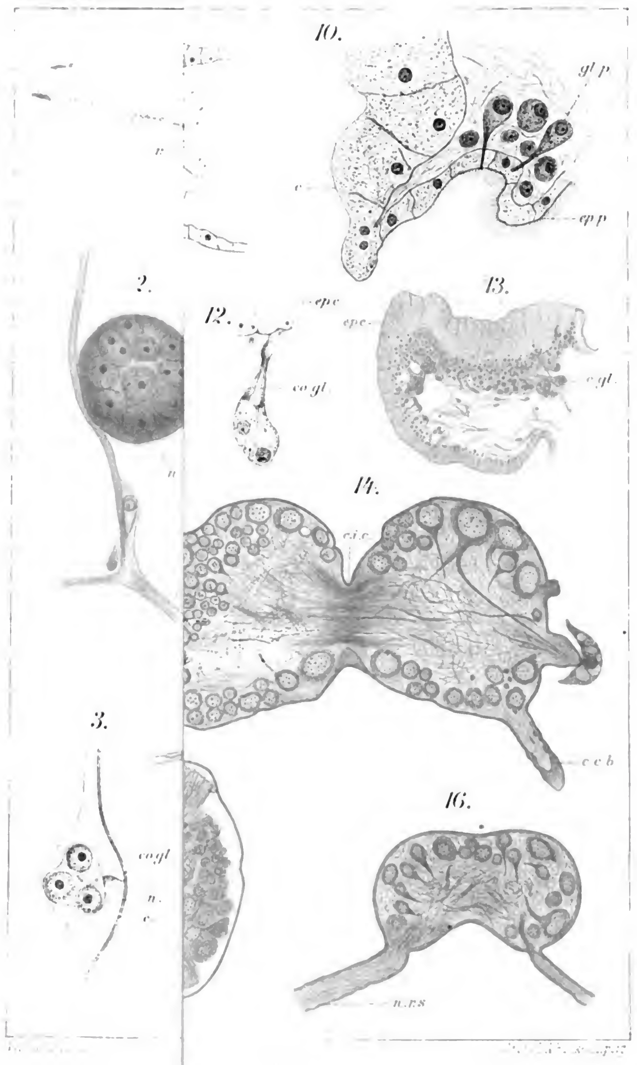
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

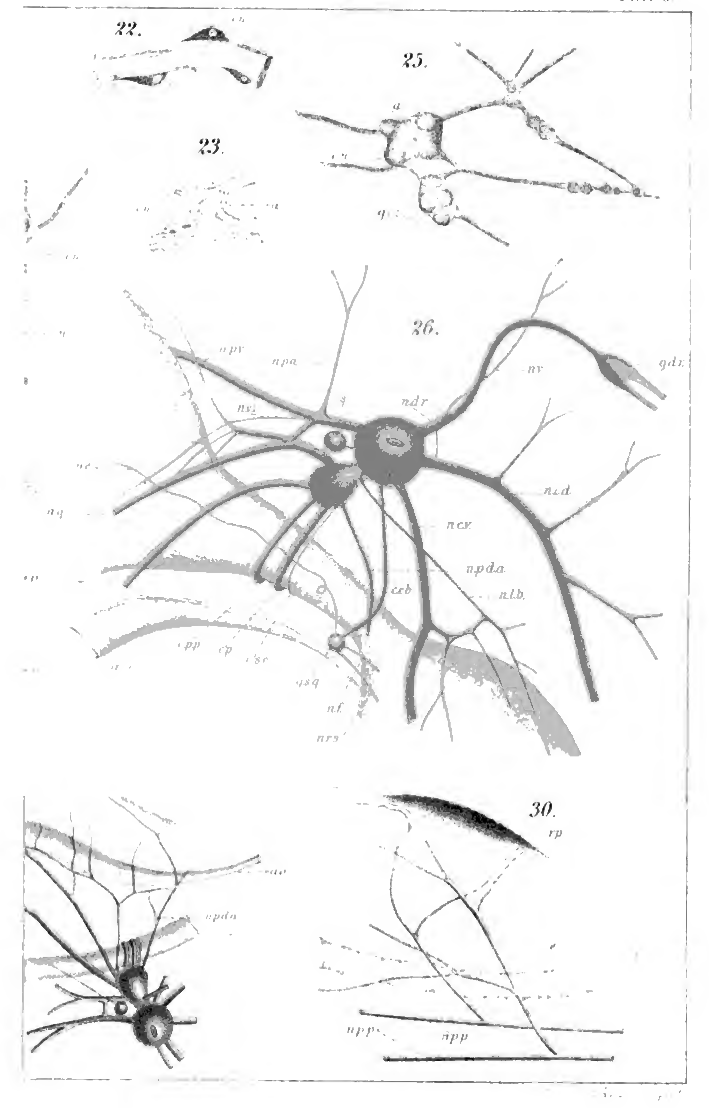

1
5
6
K.
12
13
a
Ind
Ind
14
2
23
24
25


26
p
31
32
40
33
47
48
41
N
NK
K
49
50
56
P
L


1.
cp
CD
crs
6.
mov
AB
CD
11.
1b²
cp
1b¹
1c²
1d¹
1a²
1d²
1c¹
1a¹
cse
A
D
16.
cp
pr
1b
A-B
C
1c
A
1a²


21.
23.
28.
33.
34.
cca
ms
stm
pr
ce
ent
ps
pa
ca
mo
b
cb
co
ps"
ps'


10.
gl.p.
ep.p.
2.
3.
co.gl.
12.
epc
co.gl.
13.
epc
c.gl.
14.
c.i.c.
c.c.b.
16.
n.r.s.


22.
23.
25.
26.
30.
npv
npa
ndr
nv
gdr
nvi
ncd
ncv
npda
cxb
nlb
cpp
cp
qsq
nf
nrs
rp
npda
npp
npp

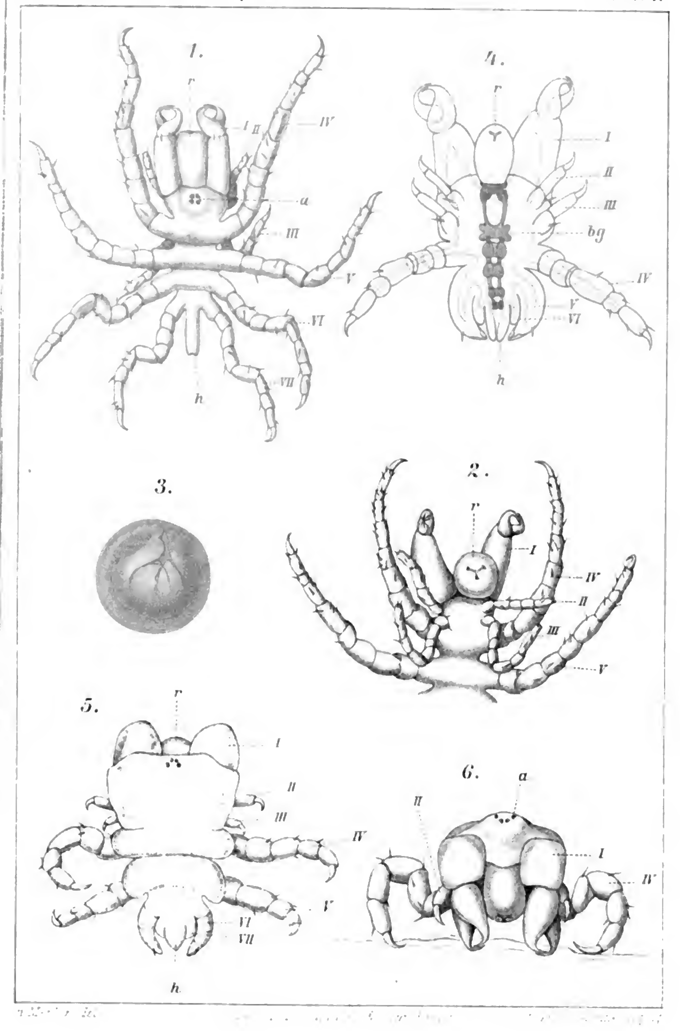

1.
r
I
II
IV
a
III
V
VI
VII
h
4.
r
I
II
III
bg
IV
V
VI
h
3.
2.
r
I
IV
II
III
V
5.
r
I
II
III
IV
V
VI
VII
h
6.
a
II
I
IV

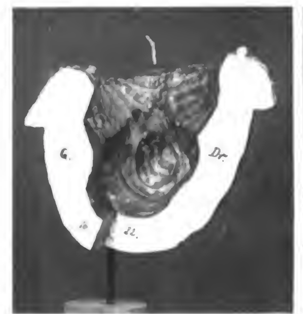


Fig. 1





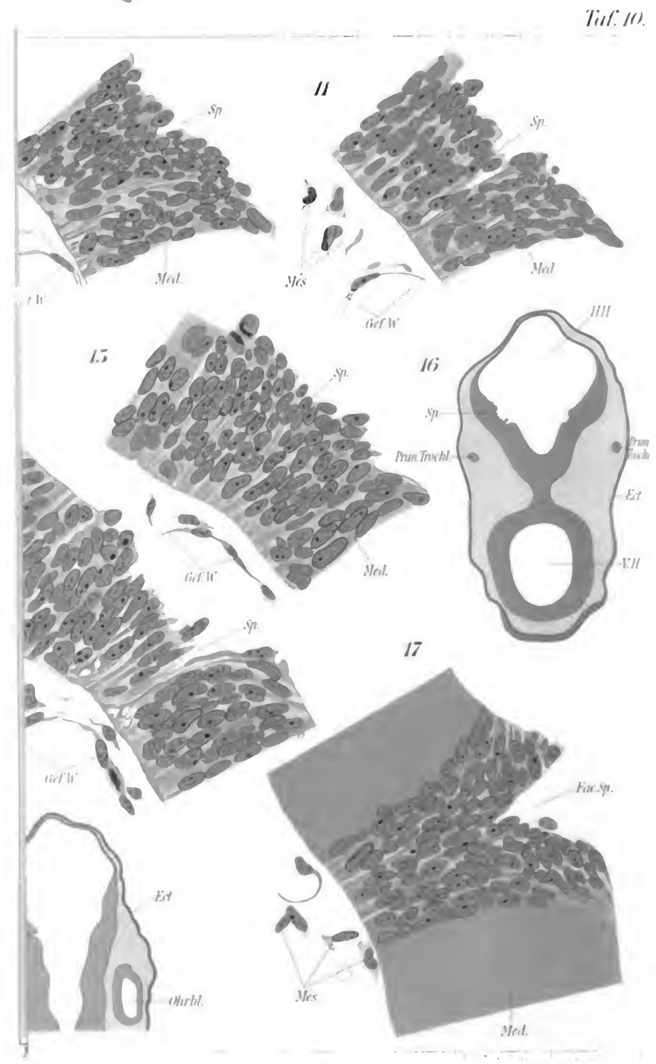
Fig. 2



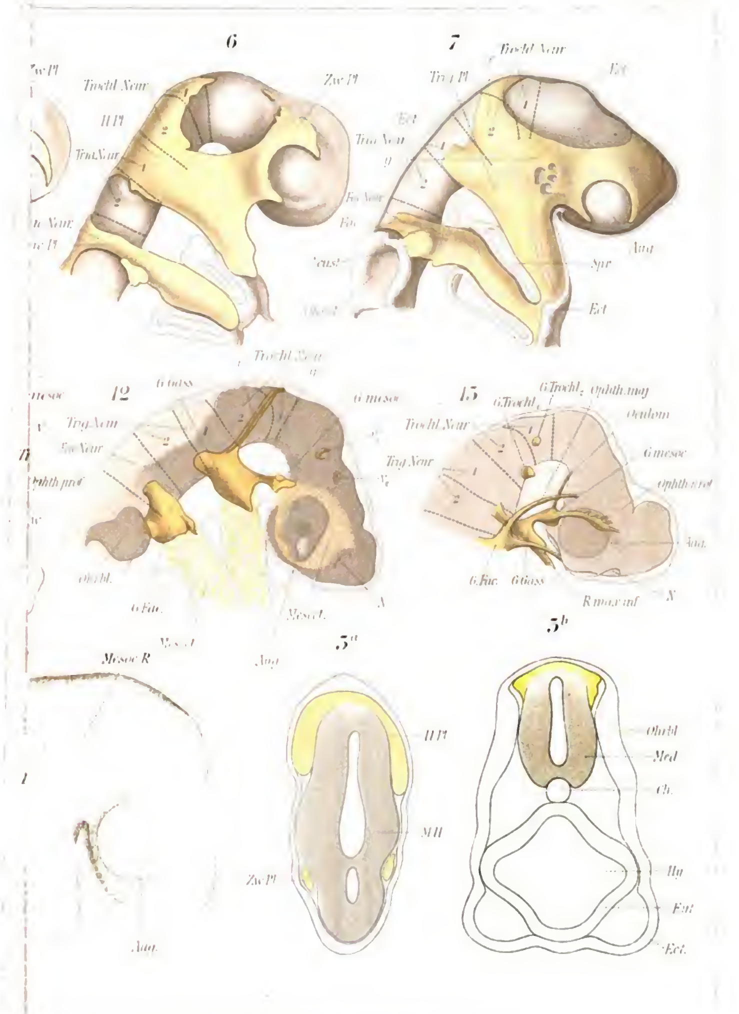


F. Schebel phot. Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin. Meisenbach Riffarth & Co. Berlin.

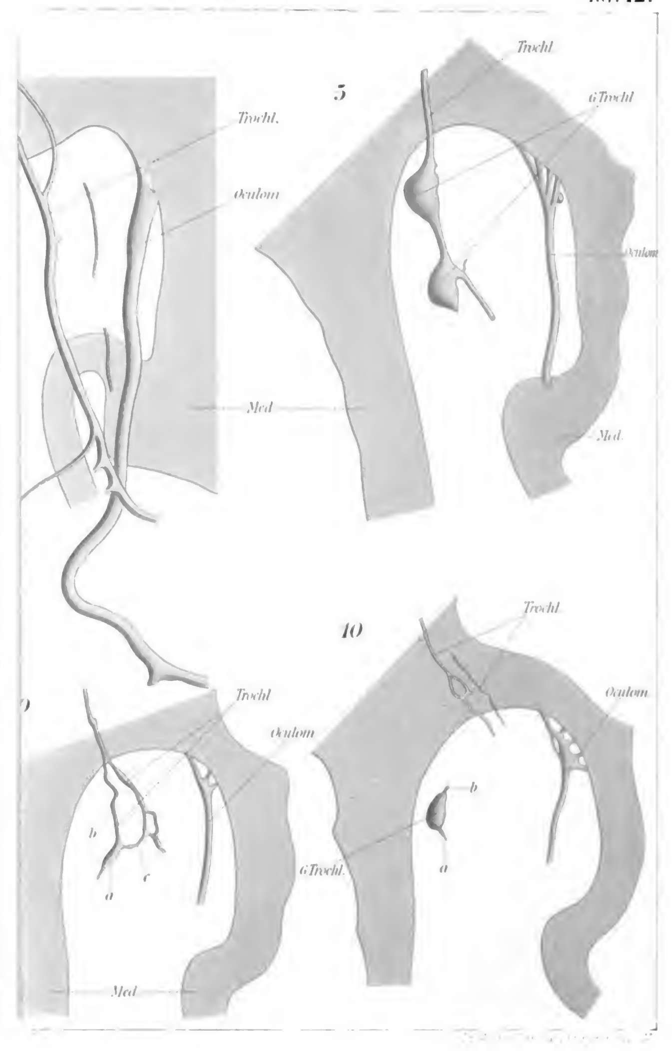
Taf. 10.

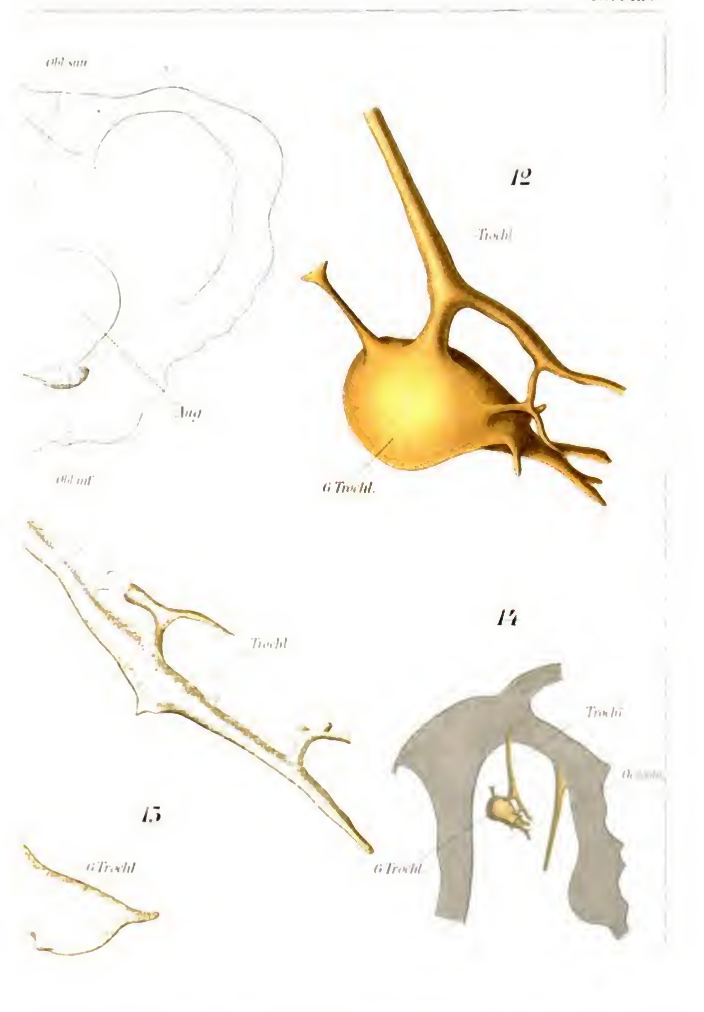


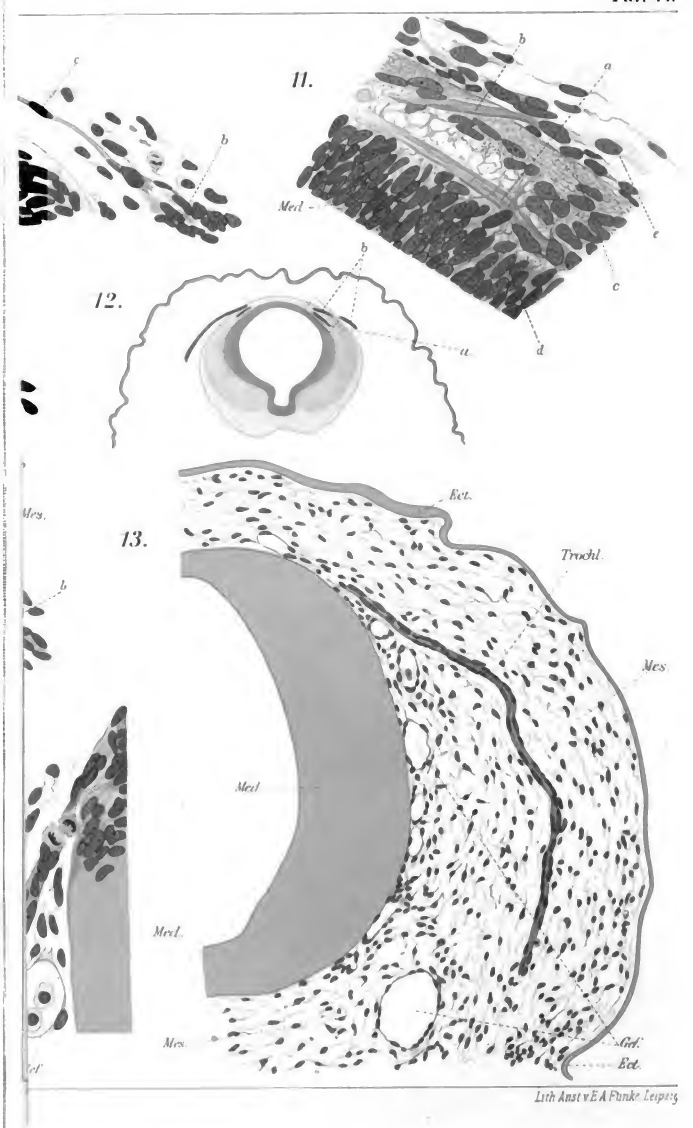
14
Sp
Med.
Mes
Gef.W
Sp.
Med
15
Sp.
Gef.W
Med.
Sp.
Gef.W
Ect
Ohrbl.
16
HH
Sp
Prim.Trochl
Ect
NH
17
Fac.Sp.
Mes
Med.


6
7
12
13
5a
5b
Trochl Neur
Zw Pl
Trochl Neur
Ect
Spr
Ect
Aug
G.mesoc
Trig Neur
Ophthalm
Aug
G.Fac.
G.Gass.
R.max.inf
Mesoc R
Aug
Zw Pl
Ohrbl
Med
Ch
Hy
Ent
Ect.

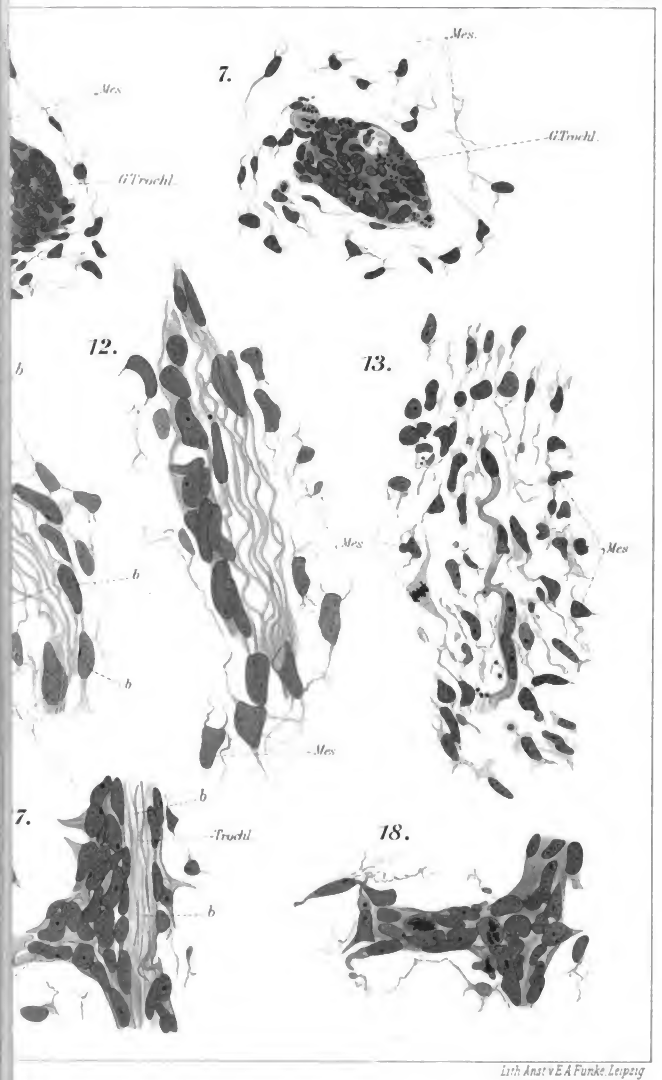



5
Trochl.
G.Trochl
Oculom
Med.
Trochl.
Oculom
Med
10
Trochl.
Oculom
b
a
G.Trochl.
9
Trochl
Oculom
b
c
a
Med

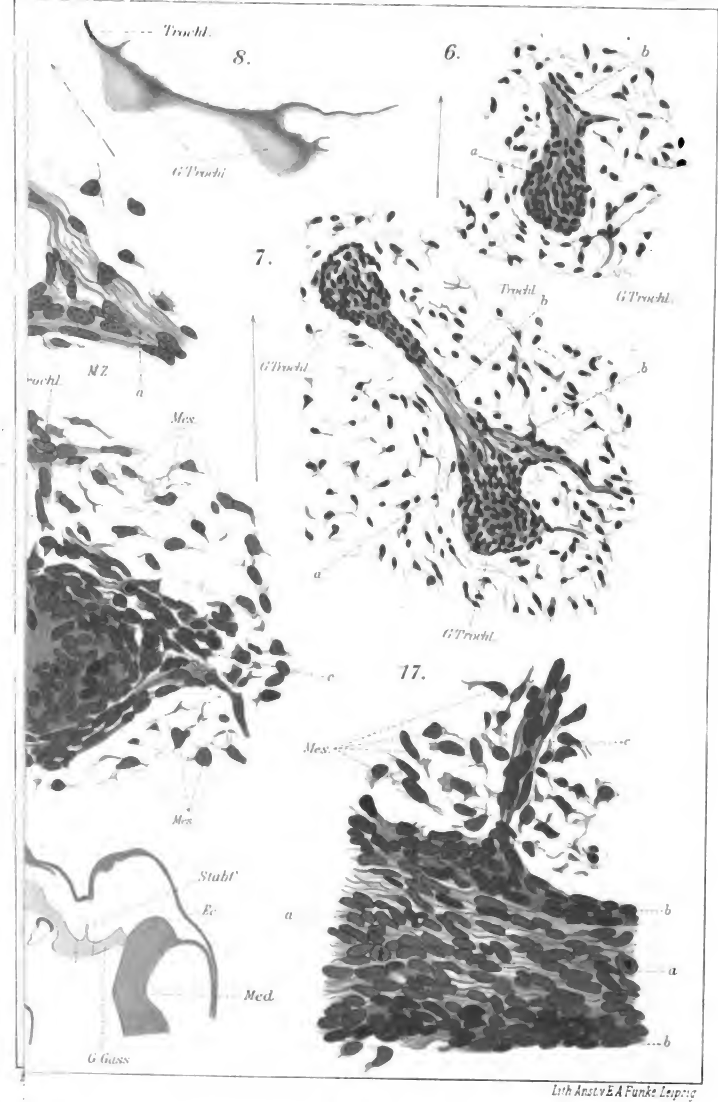

12
Trochl.
G Trochl.
Aug
14
Trochl
G Trochl
Trochl
G Trochl
13



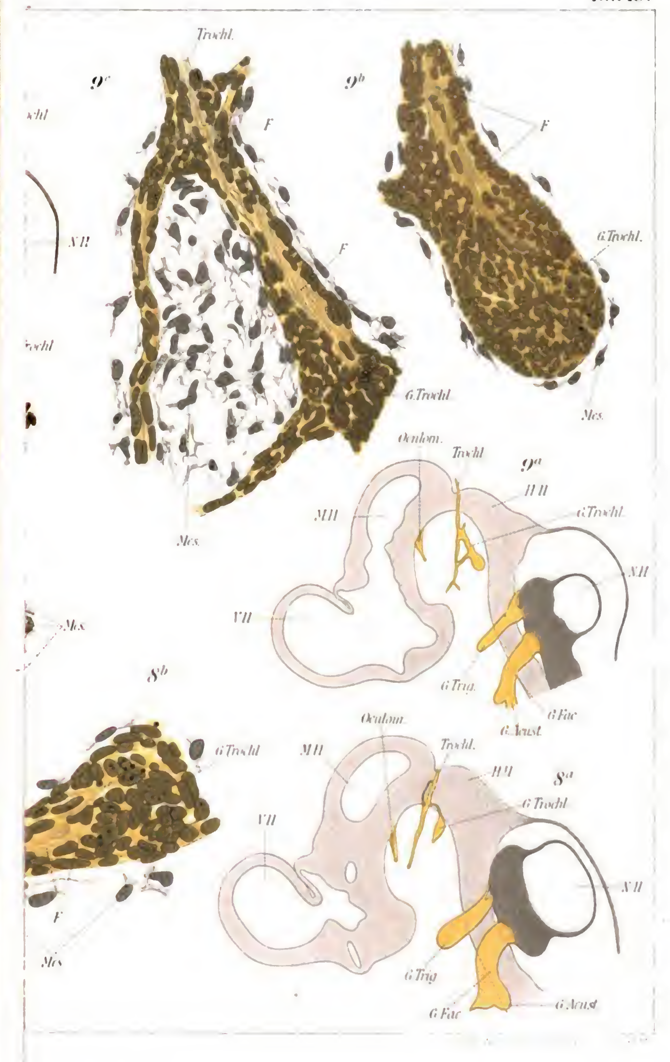
Lith Anst v E A Funke Leipzig

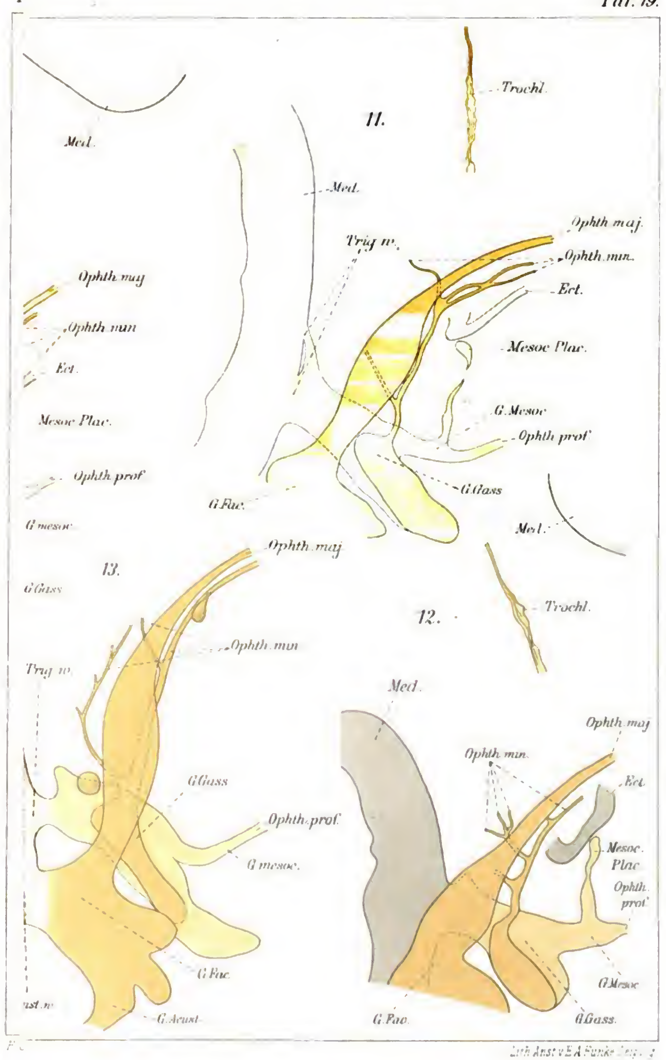


Lith Anst v E A Funke, Leipzig

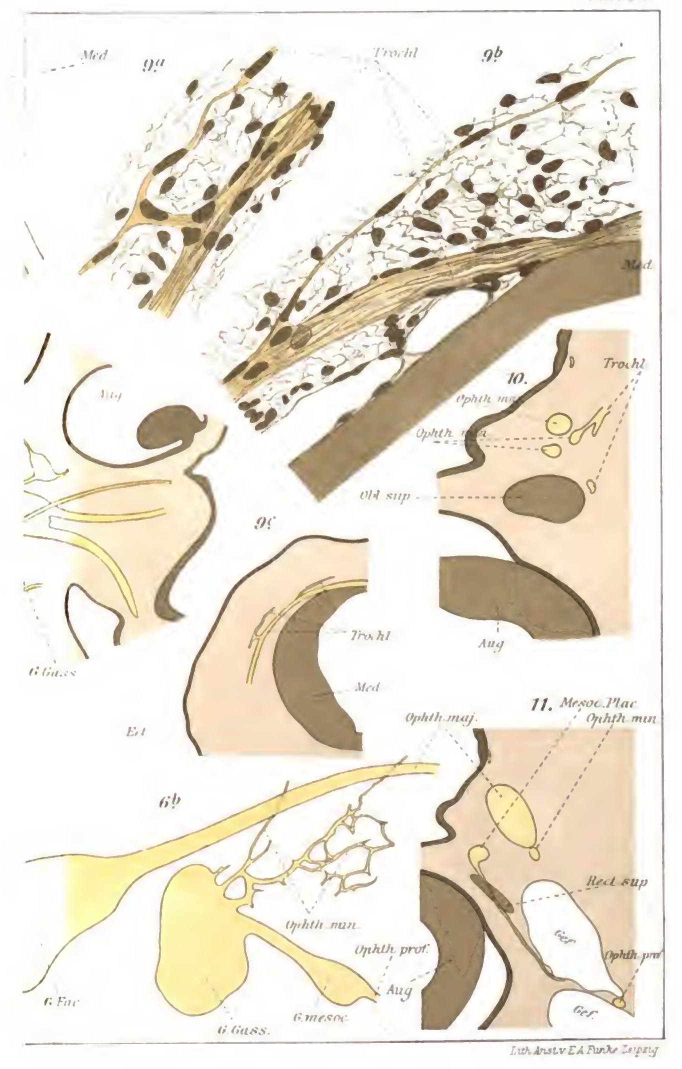


Lith Anst. v E A Funke Leipzig

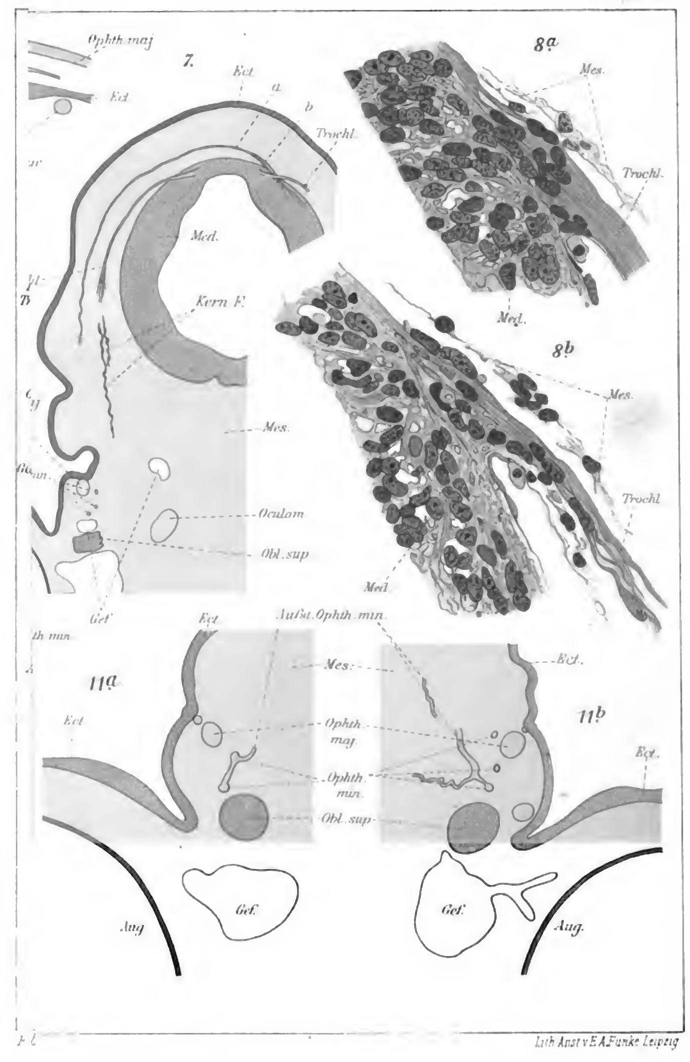

9c
9b
9a
8b
8a
Trochl.
F
G.Trochl.
Mes.
Oculom.
MH
HH
NH
VH
G.Trig.
G.Fac
G.Acust.



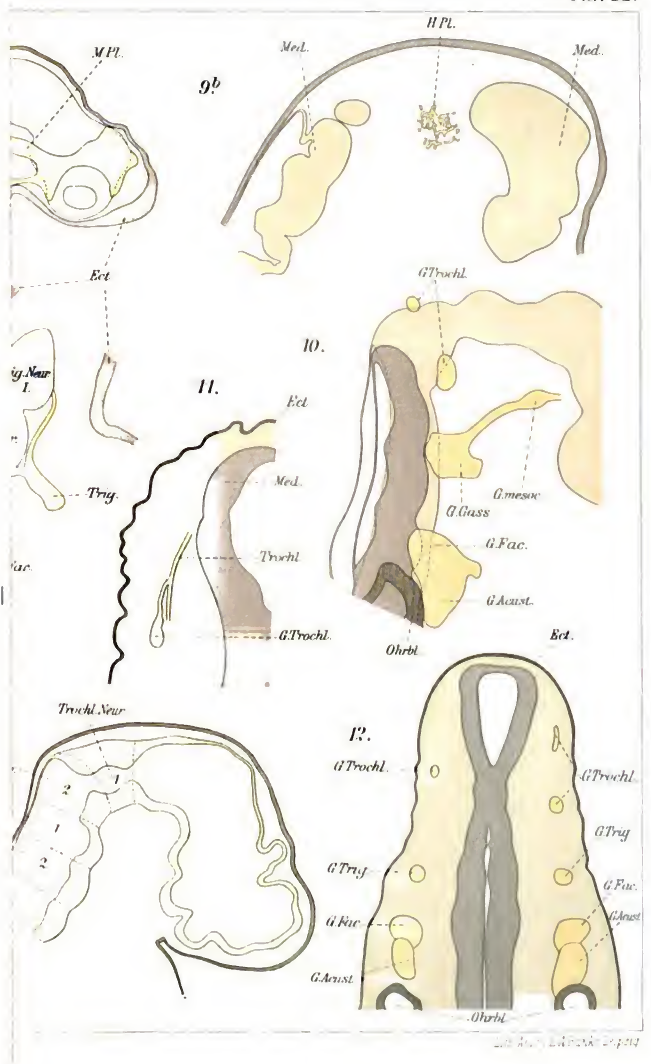
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

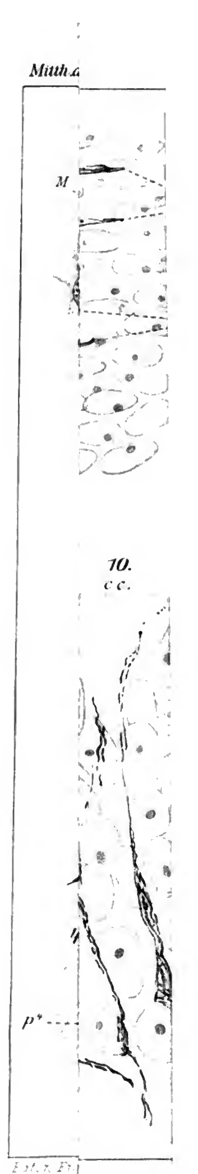


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



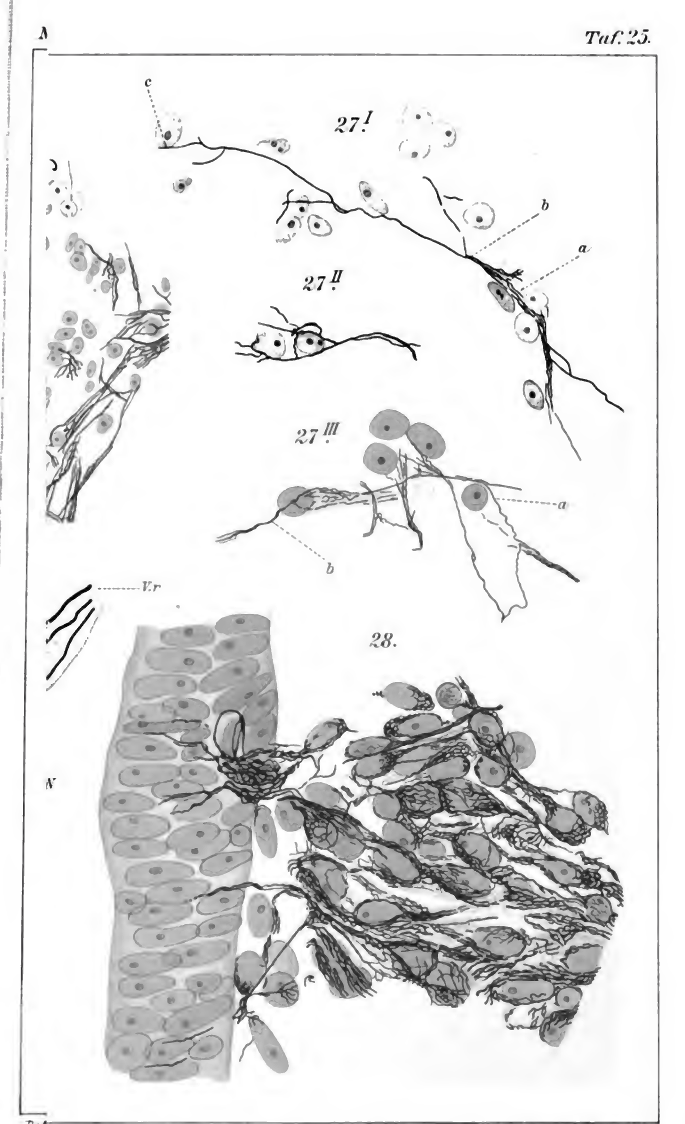
Lith Anst v E A Funke Leipzig


M.Pl.
9b
H.Pl.
Med.
Med.
Ect.
G.Trochl.
10.
Trig.Neur. I.
11.
Ect.
Med.
Trig.
Trochl.
G.Trochl.
G.mesoc.
G.Gass.
G.Fac.
G.Acust.
Ohrbl.
Ect.
Trochl.Neur.
12.
G.Trochl.
G.Trochl.
G.Trig.
G.Trig.
G.Fac.
G.Fac.
G.Acust.
G.Acust.
Ohrbl.


M
10.
c c.
p*

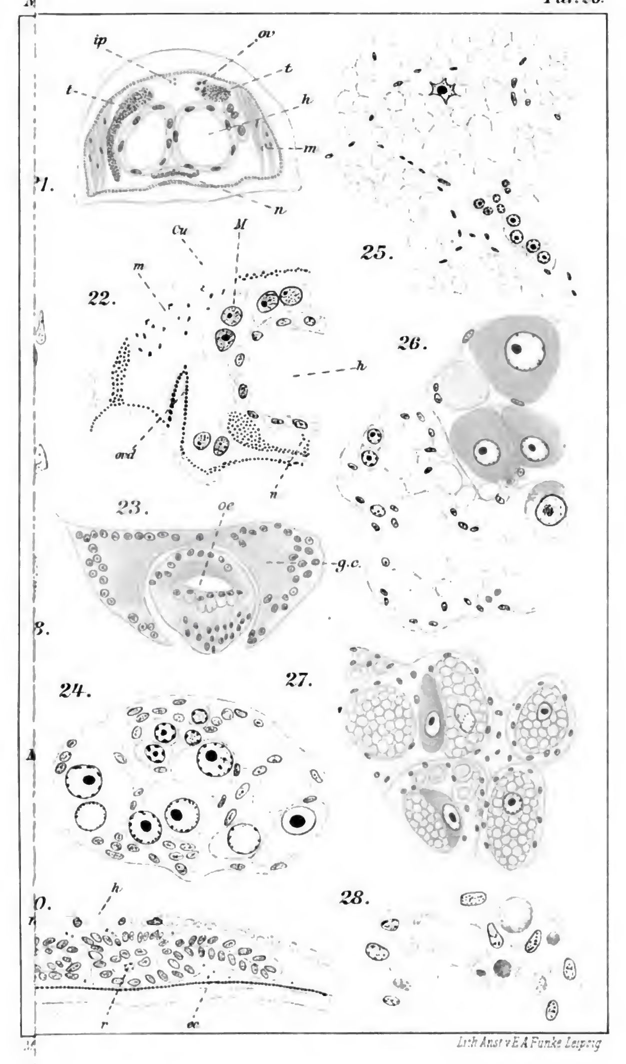


Lith Anst v E A Funke, Leipzig



Lith Anst v E A Funke Leipzig





Lith Anst v E A Funke Leipzig



